

SÉRIE A 798

N° D'ORDRE

1589

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

ÉMILE MICHEL-DURAND

1^{re} THÈSE. — VARIATION DES SUBSTANCES HYDROCARBONÉES DANS
LES FEUILLES

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Mai 1918 devant la Commission d'examen.

MM. MOLLIARD. . . Président.

GENTIL . . . }
PORTIER . . . } Examineurs.

NEMOURS

IMPRIMERIE NEMOURIENNE, HENRI BOULOY

1917

1000

SÉRIE A 798

N° D'ORDRE

1589

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

ÉMILE MICHEL-DURAND

1^{re} THÈSE. — VARIATION DES SUBSTANCES HYDROCARBONÉES DANS
LES FEUILLES

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 30 Mai 1917 devant la Commission d'examen.



MM. MOLLIARD. . . Président.

GENTIL . . . }
PORTIER . . . } Examineurs.

NEMOURS

IMPRIMERIE NEMOURIENNE, HENRI BOULOUX

1917

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen P. APPELL, *Professeur* Mécanique analytique et Mécanique céleste.

Professeurs honoraires Ch. WOLF.
J. RIBAN.

<i>Professeurs</i>	LIPPMANN	Physique.
	BOUTY	Physique.
	BOUSSINESQ	Physique mathém. et calcul des probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
	Y. DELAGE	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	GASTON BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	KOENIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral
	HALLER	Chimie organique.
	JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	JANET	Physique. —
	WALLERANT	Minéralogie.
	ANDOYER	Astronomie.
	PAINLEVÉ	Mécanique rationnelle.
	HAUG	Géologie.
	HOUSSAY	Zoologie.
	H. LE CHATELIER	Chimie.
	Gabriel BERTRAND	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE	Physique générale.
	CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
	C. CHABRIÉ	Chimie appliquée.
	G. URBAIN	Chimie.
	Emile BOREL	Théorie des fonctions.
	MARCHIS	Aviation.
	Jean PERRIN	Chimie physique.
	G. PRUVOT	Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
	MATRUCHOT	Botanique.
	ABRAHAM	Physique.
	CARTAN	Calcul différentiel et calcul intégral.
	Cl. GUICHARD	Mathématiques générales.
	MOLLIARD	Physiologie végétale.
	N.	Application de l'analyse à la géométrie.
	N.	Histologie.
<i>Professeurs-adjoints</i>	PUISEUX	Mécanique et astronomie.
	LEDUC	Physique.
	MICHEL	Minéralogie.
	HÉROUARD	Zoologie.
	Léon BERTRAND	Géologie.
	Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
	COTTON	Physique.
	LESPIEAU	Chimie.
	GENTIL	Pétrographie.
	SAGNAC	Physique (Enseignement P. C. N.).
	PÉREZ	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
<i>Secrétaire</i>	D. TOMBECK.	

A Monsieur MONESTIER

Vice-Président de la Chambre des Députés.

Hommage de respectueuse gratitude.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

C'est avec gratitude que je place ce travail fait au *Laboratoire de Botanique de la Sorbonne* sous le haut patronage de mes maîtres :

MONSIEUR LE PROFESSEUR GASTON BONNIER

qui non seulement a bien voulu m'accorder l'hospitalité la plus bienveillante au Laboratoire, mais encore n'a jamais cessé de m'encourager dans mes recherches et de s'intéresser à mes travaux ;

MONSIEUR LE PROFESSEUR MOLLIARD

dont le dévouement et les conseils éclairés ne se sont jamais démentis durant quatre années consécutives ;

MONSIEUR RAOUL COMBES

PROFESSEUR A L'ÉCOLE NATIONALE D'HORTICULTURE,

qui a si généreusement facilité ma tâche en mettant à ma disposition les fruits d'une expérience avertie et hautement appréciée.

A tous, j'adresse les témoignages de ma bien vive reconnaissance et l'expression de mes sentiments respectueusement dévoués.

E. M-D

VARIATION
DES
SUBSTANCES HYDROCARBONÉES
DANS LES FEUILLES

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

I

PLANTES VIVACES

Depuis longtemps les physiologistes ont été frappés des différences observées entre les feuilles en pleine vitalité et ces mêmes feuilles à la fin de la végétation. Ils se sont demandé si ces différences d'aspect et surtout de coloration, n'étaient pas les signes extérieurs de modifications cytologiques importantes et de transformations profondes dans la nature des principes immédiats contenus dans ces organes. C'est ainsi que la chlorophylle disparaît graduellement des feuilles qui deviennent complètement jaunes et tombent. C'est le phénomène bien connu du jaunissement, signe précurseur de la chute.

Sachs émit le premier l'hypothèse que les principes minéraux ou organiques des feuilles devaient se comporter d'une façon analogue, et, comme la chlorophylle, disparaître de ces organes avant leur mort pour émigrer vers les parties vivaces du végétal.

R. Combes (1), dans une mise au point très documentée du problème, fait remarquer avec juste raison que « Sachs ne rappelait pas dans ce cas des conclusions résultant de faits précis mis en évidence par des recherches expérimentales ; la manière dont il expliquait les phénomènes qui se produisent dans la feuille avant sa chute, était tout à fait hypothétique ; elle était basée sur les connaissances que l'on possédait à cette époque relativement à la production des matières carbonées dans les organes verts et au transport continu de ces substances dans les différentes parties des végétaux, ainsi que sur les résultats de recherches entreprises dans des conditions telles qu'elles ne pouvaient donner que de faibles renseignements sur cette question. »

(1) R. COMBES. *Les opinions actuelles sur les phénomènes physiologiques qui accompagnent la chute des feuilles*. Rev. gén. de Botanique, 1911, 23, 129.

Pourtant, certains auteurs ont considéré l'hypothèse de Sachs comme un fait acquis et ont été amenés par la suite à faire de l'existence, dans les feuilles tombées, de tel ou tel principe immédiat, non seulement un caractère d'inutilité, mais encore de toxicité de ces substances. R. Combes s'est élevé contre cette manière de voir et a démontré « que les conclusions tirées des faits en se basant sur cette notion sont parfois tout à fait contradictoires entre elles et que, dans certains cas, elles sont en complète opposition avec l'ensemble des données acquises sur le sujet étudié par l'application de méthodes différentes (1). »

C'est la condamnation pure et simple du critérium précédent.

C'est cependant ce caractère d'utilité ou de non utilité des principes migrateurs qui domine dans les travaux antérieurs au mémoire auquel je fais allusion ; ces travaux se classent naturellement en trois séries.

1^o Recherches relatives aux variations qui se produisent dans les matières minérales des feuilles.

2^o Recherches relatives aux variations dans les matières azotées des feuilles.

3^o Enfin celles qui se rapportent aux hydrates de carbone.

Dans le présent Mémoire je n'envisagerai que les variations subies par les hydrates de carbone, seule partie du problème qui n'ait pas encore reçu une solution définitive.

Tout récemment, André (2) puis Molliard (3) ont établi qu'il se produit en automne, dans les feuilles, une véritable digestion des matières azotées, c'est-à-dire une augmentation notable de l'azote organique soluble et une diminution correspondante des albuminoïdes insolubles. La partie du problème concernant les matières minérales a aussi reçu sa solution ; en particulier, il est démontré à l'heure actuelle que l'acide phosphorique et la potasse émigrent de la feuille avant sa chute, tandis qu'au contraire la silice et la chaux paraissent s'accumuler dans ces mêmes organes à l'époque du jaunissement.

(1) R. COMBES. *Loc. cit.*, 139.

(2) ANDRÉ. *Sur l'élaboration de la matière azotée dans les feuilles des plantes vivaces*. C. R. Acad. Sc. Paris, t. 148, 1685-1687.

(3) MOLLARD. *Recherches physiologiques sur les galles*. Rev. gén. Bot., 1913, 25.

Pour les hydrates de carbone les données relatives à l'évacuation automnale sont moins précises et moins nombreuses, comme il est facile de s'en rendre compte par le court exposé des Mémoires se rapportant à cet ordre de recherches.

Sachs (1), Kraus (2), Briosi (3), constatent la disparition de l'amidon dans les feuilles en automne. Cette disparition peut ne pas être totale; quant aux sucres, ils persistent toujours.

Mer (4) étudie le processus de disparition des grains d'amidon dans les feuilles. Sur la fin de la végétation, ce polysaccharide disparaîtrait peu à peu du limbe en suivant les nervures. La régression des granules amylacés entraînerait la désagrégation de la chlorophylle. Cependant il y aurait persistance de l'amidon dans certaines cellules du parenchyme et dans les cellules stomatiques. Mer termine en passant en revue les différentes causes qui influent sur la chute des feuilles.

L'auteur précité suppose que l'amidon émigre par les nervures, mais ne donne aucun fait précis à la base de cette hypothèse. Les recherches de Saposnikoff (5) apportent à l'opinion précédente la confirmation de l'expérience. Les hydrates de carbone produits dans la feuille émigreraient d'une façon continue vers la tige avec une rapidité d'autant plus grande que le nombre des feuilles est moindre.

Reinke (6), Detmer (7) et Frank (8) font les mêmes constatations et admettent la migration des composés qui ont pris naissance dans le limbe foliaire, vers les parties vivaces. La migration des principes nutritifs élaborés par les feuilles étant définitivement établie, il était intéressant de connaître les variations que ce flux de substances nutritives devait amener dans la composition hydrocarbonée

(1) *Traité de Botanique de J. Sachs. Traduct. française de la 3^{me} édition par Ph van Tieghem, 1874, 831.*

(2) KRAUS. *Botanische Zeitung*, 1873, N° 26.

(3) BRIOSI. *Ueber allgem. Vorkommen von Stärke in den Siebröhren*. Bot. Ztg., 1873, 325.

(4) MER. *Des phénomènes végétatifs qui précèdent ou accompagnent le dépérissement et la chute des feuilles*. Bull. Soc. bot. de Fr., 23, 1876, 176.

(5) SAPOSNIKOFF. *Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in der Laubblättern*. Berich. der deutsch. bot. Geselsch. Nov. 1890.

(6) REINKE. *Lehrbuch. d. allg. Bot.* 1880.

(7) DETMER. *Lehrb. der Pflanzen-physiologie*. 1883.

(8) FRANK. *Lehrb. der Pflanzen-physiologie*. 1890.

des tiges et des rameaux. Tel est le but que s'est proposé Fischer (1) dans ses importants travaux sur les variations de la proportion d'amidon dans les plantes ligneuses aux différentes époques de l'année, par la méthode microchimique. D'après Fischer, la proportion d'amidon contenue dans la tige des plantes passe par deux maxima dans le cours d'une année. Un premier maximum se produit au printemps, à l'époque qui précède immédiatement la reprise de la végétation et le deuxième se place en automne, au moment de la chute des feuilles. Les deux minima se produisent en hiver et vers le milieu du printemps. Pendant la saison froide, il y a dissolution progressive de l'amidon accumulé dans la plante pendant l'été. Cette digestion hivernale des réserves amylacées dans la tige et les rameaux des arbres peut être totale ou partielle suivant les espèces et, d'une façon générale, chez les arbres à bois blanc, y compris les Gymnospermes, l'amidon disparaît complètement en hiver tandis qu'il persiste toujours en quantité variable dans les arbres à bois dur. De plus, elle semble être en relation avec l'abaissement de température comme paraissent l'établir, d'une part, les travaux de Müller-Thürgau sur les tubercules de pommes de terre et, d'autre part, la régénération d'amidon obtenue par l'auteur en soumettant des branches ou des morceaux d'écorce prélevés par un temps froid et placés dans l'étuve chaude. Sous l'influence du froid, l'amidon des tiges et rameaux donnerait des sucres réducteurs et des matières grasses qui persistent dans les tissus ligneux et qui seraient utilisés au printemps à la régénération du polysaccharide. En général, tandis que le contenu en glucose d'un organe végétal ne varie pas sensiblement aux différentes heures de la journée, il varie au contraire beaucoup avec la saison.

Ces variations quotidiennes dans la composition des végétaux verts, si faibles qu'elles puissent être, ont été cependant mises en évidence par Brooks (2) sur des feuilles de diverses plantes de culture. Les pesées établissent en effet que les feuilles des plantes vertes croissant librement en été, subissent une augmentation du poids sec ou une légère diminution suivant les conditions plus ou

(1) FISCHER. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1891, vol. XXII, 90.

(2) BROOKS. *Ueber tägliche und Nächtliche Assimilation einiger Kulturpflanzen.* Inaugural Dissertation. Halle, 1892.

moins favorables de température ou d'éclairement. Mais ces oscillations sont toujours de faible amplitude.

A la suite des recherches que je viens de résumer, non seulement l'hypothèse de Sachs était définitivement acceptée mais, transformée peu à peu, elle devenait l'idée directrice de toute recherche physiologique sous forme de la loi générale : *Tout organe qui cesse définitivement d'exercer sa fonction se viderait auparavant de toutes les substances utiles à la plante (acide phosphorique, potasse, amidon, albumine) qu'il renferme et tous ces principes nutritifs iraient s'accumuler en réserve dans les parties vivaces du végétal où ils trouveraient plus tard leur emploi pour la formation de nouveaux organes.*

Wehmer (1), le premier, s'attaque à ce dogme scientifique, très acceptable certes en tant qu'hypothèse, mais qui, n'ayant pas reçu la consécration de l'expérience, ne saurait être érigé en loi. L'expérience établit que les organes tombant en pleine vie et contenant encore une quantité notable de produits divers, sont fréquents chez les végétaux et pour n'en citer que quelques-uns, les fleurs, les fruits, les feuilles, sont dans ce cas. Il est vrai que les auteurs sont unanimes à reconnaître une évacuation préalable des principes des feuilles qui vont tomber ; mais lorsqu'il s'agit de préciser la quantité et la nature des corps qui émigrent, les divergences d'opinion sont telles qu'il devient difficile de se faire une idée exacte et de tirer des conclusions précises sur cette migration. C'est ainsi que pour Detmer (2) ce sont surtout l'amidon et la potasse qui disparaissent des organes sur le point de se détacher.

D'après Sachs (3), Kraus (4), Reinke (5) et Pfeffer (6), l'acide phosphorique et les substances protéiques passent aussi dans les parties persistantes du végétal ; Kerner (7) et Kienitz-Gerloff (8) font émigrer la totalité du plasma.

(1) WEHMER. *Die dem Laubfall vorausgehende vermeintliche Blattentleerung* Bericht. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1892.

(2) DETMER. *Loc. cit.*

(3) SACHS. *Loc. cit.*

(4) KRAUS. *Loc. cit.*

(5) REINKE. *Loc. cit.*

(6) PFEFFER. *Pflanzen-physiologie*. 2. Aufl. 1, S. 597.

(7) KERNER. *Pflanzen-leben*. 2. Aufl. 1, S. 399.

(8) KIENITZ-GERLOFF. *Die Protoplasma Verbindungen zwischen benachbarten Zellen*. Bot. Zeitg., 1891, S. 1.

Reprenant les analyses de Zöller (1), Rismüller (2) et Dulk (3) sur les matières minérales des feuilles, Wehmer fait remarquer que les nombres, sur lesquels les auteurs basent leurs conclusions, représentent la proportion centésimale de chacun des composés minéraux dans le total des cendres. Par suite, leurs analyses prouvent simplement que la composition des cendres varie, mais n'établissent pas ces variations en valeur absolue qui peuvent être causées par l'accumulation ou la diminution de principes minéraux différents des composés considérés. Il propose par suite comme base de comparaison, non pas la composition centésimale des cendres, mais les nombres absolus rapportés à un nombre déterminé de feuilles. Dans ces conditions les résultats obtenus rapportés à cette nouvelle base, sont sensiblement différents. C'est ainsi que la potasse et l'acide phosphorique restent en quantité constante dans les feuilles de mai à septembre; à cette époque seulement il y a disparition progressive de ces substances. Mais pour Wehmer cet appauvrissement de la feuille jaune en principes minéraux essentiels est dû à un entraînement au dehors des matières solubles du limbe foliaire sous l'influence des agents atmosphériques, pluie, rosée, plutôt qu'à une migration vers les parties vivaces; ces espèces chimiques disparaissant également chez les feuilles tombées comme dans les feuilles restées sur l'arbre. Les conclusions relatives à K_2O et P_2O_5 s'appliquent également aux substances azotées.

Wehmer omet de dire si les vitesses de disparition des substances solubles et non solubles des feuilles adhérentes et tombées, sont du même ordre de grandeur et ce qu'il advient si on soustrait les feuilles jaunes aux influences atmosphériques. Il signale seulement un nouveau facteur d'épuisement qui ajoute son effet à l'émigration automnale.

Enfin, si l'hypothèse de Sachs nous permet de prévoir dans une certaine mesure la migration des principes contenus dans les cel-

(1) ZÖLLER. *Untersuchung von Buchenblättern in ihren verschiedenen Wachstumszeiten*. Landw. Versuchsst., 1864. 6, S. 231 ff.

(2) RISSMÜLLER. *Ueber die Hoffwanderung in der Pflanze*. Landw. Versuchsst., 1874. 17, L. 17 ff.

(3) DULK. *Untersuchung der Buchenblätter in ihren verschiedenen Wachstumszeiten*. Landw. Versuchsst., 1875. 18, S. 188 ff.

lules des feuilles en automne, elle n'autorise aucune prévision dès qu'il s'agit des variations saisonnières dans la composition des feuilles persistantes. Les observations déjà anciennes de Mer (1), et Lidforss (2) ont établi que le feuillage persistant de nos climats perd son amidon à la fin de l'automne et le reforme au printemps; de plus, pendant tout l'hiver, le parenchyme foliaire est riche en sucres solubles. Les recherches de Miyake (3) sur la flore du Japon sont venues confirmer les conclusions de Lidforss. Par élévation de température, même à l'obscurité et par conséquent en dehors de toute assimilation chlorophyllienne, l'amidon réapparaîtrait en quelques heures dans le limbe des feuilles.

Rüssow (4) et Fischer (5) avaient observé le même fait sur les rameaux des arbres et Müller-Thürgau (6) sur les tubercules de pommes de terre. Cette digestion hivernale de l'amidon serait la conséquence d'un abaissement de température; mais l'influence climatique, quoique prépondérante, n'est pas la seule qui doive entrer en ligne de compte. Müller-Thürgau et Rüssow ont montré que des organes végétaux cueillis en été et soumis au froid ne solubiliseraient pas leurs réserves amylacées même à 0°. Une température voisine de 0° ne produit donc la disparition de l'amidon que si la saison est convenablement choisie.

Les physiologistes, de Müller-Thürgau à Czapeck (7), interprètent cette anomalie en faisant intervenir des influences ancestrales dont le contrôle nous échappe entièrement.

Czapeck, reprenant les expériences de Winkler sur les feuilles hibernantes, cherche à pénétrer le mécanisme intime des transfor-

(1) MER. *Loc. cit.*

(2) LIDFORSS. *die Wintergrüne Flora; eine biologische Untersuchung*. Bot. Centr., 110, 1909, p. 291.

(3) MIYAKE. *On the starch of evergreen leaves and its relation to photosynthesis during the winter*. Bot. gaz., XXXIII, 321-340.

(4) RÜSSOW. *Ueber das Schwinden und wieder Auftreten der Stärke in der Rinde der einheimischen Holz-gewächse*.

Sitzungsber. d. Dorpater Naturf. Gesellsch., page 386.

(5) FISCHER. *Beiträge zur Physiologie der Holz-gewächse*. Jahrb. f. wissenschaft. Bot. 1891, t. XXII, p. 72-160.

(6) MÜLLER-THÜRGAU. *das Süsswerden der Kartoffel*. Landw. Jahrb., 1883, vol. XI, p. 751; 1885, vol. XIV, p. 851.

(7) CZAPECK. *der Kohlenhydratstoff-wechsel der Laubblätter im Winter*. Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch., XIX, 120-127, 1901.

mations réversibles de l'amidon dans le plasma cellulaire suivant les conditions de température. Pour Czapeck, la formation d'amidon par les amyloplastés n'est possible que lorsque la concentration en sucre du suc cellulaire est suffisante. Ce seuil de concentration varie et avec les différentes espèces et avec la température. En définitive la formation des sucres solubles et des matières grasses aux dépens des sucres complexes, appartient à la même série des phénomènes physico-chimiques dont la cause principale est l'abaissement de la température.

Le phénomène de régression automnale de l'amidon et sa régénération printanière dans la tige des végétaux ligneux, ont été l'objet de nombreuses recherches de la part de d'Arbaumont (1), qui a suivi la disparition des réserves amylacées dans l'épaisseur des tissus de la tige de nombreuses espèces végétales, sans insister d'ailleurs sur les causes possibles de cette régression.

Cette dernière peut être totale (*Lierre*), ou partielle (*Laurier-cerise*). Elle intéresse également, quoique à un degré moindre, les espèces conservées en serre et soustraites par conséquent aux variations climatiques. « Si d'une façon générale les phénomènes de la régression amylacée ont une tendance manifeste à se reproduire tous les ans avec une régularité relative chez les diverses espèces, il faut bien reconnaître d'autre part, qu'au point de vue de leur amplitude ils se trouvent également sous la dépendance des circonstances atmosphériques qui peuvent, d'une année à l'autre, en modifier plus ou moins sensiblement les allures (2). »

L'influence des basses températures sur la régression de l'amidon étant admise, d'Arbaumont s'est demandé si la cause de ces transformations hivernales ne devrait pas être cherchée dans l'action du froid sur les organites générateurs d'amidon, c'est-à-dire sur les chloroleucites eux-mêmes. Ceux-ci subissent en effet, sous l'influence du froid, des modifications plus ou moins profondes dans leur structure et leur constitution qui peuvent être transitoires ou bien permanentes et définitives. D'accord en cela avec Mer (3), Duchartre (4) et

(1) d'ARBAUMONT. *Sur l'évolution de la chlorophylle et de l'amidon dans la tige de quelques végétaux ligneux*. Annal. d. Scienc. nat., 1901, T. XIII et XIV, N. 4-6, p. 319-424 et 125-212.

(2) d'ARBAUMONT. *Annales des Sciences naturelles*, T. XIII, 1901, p. 128.

(3) MER. *La glycogénèse dans le règne végétal*. Bull. Soc. bot. de Fr., 1873, p. 172.

(4) DUCHARTRE. *Eléments de Botanique*, 3^{me} édit. p. 103.

Haberlandt (1) admettent qu'il y aurait dégradation des granules chlorophylliens en hiver, aux basses températures; mais cette dégradation n'irait jamais jusqu'à la destruction totale et le grain de chlorophylle serait toujours capable de reprendre ses fonctions dès que les conditions redeviennent favorables. Passant ensuite à l'étude de la régénération printanière de l'amidon, l'auteur fait remarquer avec Mer que celle-ci s'opère toujours à une époque où les bourgeons sont encore inertes et doit forcément s'effectuer aux dépens du contenu cellulaire.

La presque totalité des travaux se rapportant aux variations des substances hydrocarbonées dans les organes végétaux sont l'application exclusive de la méthode microchimique et, par suite, sont loin de présenter le degré de précision que l'analyse chimique peut seule atteindre. La méthode analytique n'avait été appliquée jusqu'ici que dans l'étude des variations des substances minérales des organes végétaux et on conçoit qu'il en fut ainsi, étant donné l'avance considérable de la chimie minérale sur la chimie organique en fait d'analyse. La chimie des matières albuminoïdes en est à ses débuts; quant à la série hydrocarbonée, si quelques termes tels que l'amidon et les sucres simples sont nettement définis au point de vue de leur composition chimique, le plus grand nombre tels par exemple que les matières pectiques et les mucilages, restent encore à étudier.

Malgré ces difficultés, André (2), par des analyses précises, suit la migration des matières minérales et organiques dans une branche de *Marronnier d'Inde* depuis le moment où elle atteint sa longueur définitive jusqu'à l'époque de la chute des feuilles. Dans ces dernières, les cendrés vont en augmentant progressivement; il y a accumulation de SiO_2 et CaO ; P_2O_5 , K_2O et l'Azote organique émigrent au contraire dans le rameau. Quant aux hydrates de carbone, ils augmentent progressivement dans les rameaux et dans les feuilles; puis, sur la fin de la végétation, ils diminuent dans ces organes; il y a augmentation corrélative de la cellulose dans le rameau mais non dans les feuilles.

(1) HABERLANDT. *Influence du froid sur les grains de chlorophylle*. Bull. Soc. bot. Fr., 1887.

(2) ANDRÉ. *Sur les phénomènes de migration chez les plantes ligneuses*. C. R. A. S. Paris, CXXXIV, p. 1514-1517.

Cette conclusion est aussi celle de Leclerc du Sablon (1) dans ses importantes recherches relatives aux variations des substances pouvant servir d'aliment à la plante au cours d'une année, dans les tiges, les racines et les feuilles des arbres. Les substances étudiées sont : l'eau, les matières grasses, les réserves azotées, les hydrates de carbone. Ces derniers ont été divisés en 3 catégories en se basant sur leurs caractères de solubilité :

1° les sucres solubles dans l'alcool éthylique à 90°,

2° les sucres insolubles dans l'alcool, mais solubles dans l'eau,

3° les sucres insolubles dans l'alcool et dans l'eau, mais transformés en glucose par les acides étendus. Les analyses de Leclerc du Sablon portent exclusivement sur des plantes ligneuses, à feuilles persistantes et à feuilles caduques. Les conclusions de ce physiologiste devant revenir fréquemment dans la suite de ce mémoire il m'a paru nécessaire de les exposer dans leurs grandes lignes.

L'auteur met tout d'abord en relief le rôle essentiel que jouent la tige et surtout la racine en tant qu'organes de réserves chez les plantes ligneuses. Chez les espèces à feuilles caduques ces organes présentent un maximum très net de réserves hydrocarbonées en automne, une légère diminution en hiver ; l'amidon qui disparaît à cette époque, semblerait être transformé en cellulose de réserve ; au printemps les réserves s'épuisent pour la formation de nouveaux organes et dès que ces derniers ont atteint un degré suffisant de développement, vers le début de l'été, les réserves augmentent d'une façon continue jusqu'à l'automne. Mêmes considérations pour l'Azote.

Quant aux feuilles « leurs variations ne sont pas soumises à des lois aussi fixes. Les réserves hydrocarbonées se forment en effet dans les feuilles mais ne s'y accumulent pas et émigrent plus ou moins vite vers la tige et la racine (2). »

Les arbres à feuilles persistantes présentent leur maximum en réserves non pas en automne, mais au printemps avant la poussée. Cette augmentation constante des réserves pendant l'hiver s'explique par la persistance de la synthèse chlorophyllienne et par la réduction des dépenses énergétiques. En effet, la végétation étant suspen-

(1) LECLERC DU SABLON. *Recherches physiologiques sur les matières de réserve des arbres*. Rev. gle de Bot., T. XVI.

(2) LECLERC DU SABLON. *Loc. cit.*, T. XVI, p. 390.

due, il n'y a pas formation de nouveaux organes, ensuite, l'abaissement de température affaiblit beaucoup plus la respiration que l'assimilation. Quant à l'importance des réserves accumulées dans les parties vivaces du végétal, elle est très variable suivant les différentes espèces considérées, mais elles se rencontrent toujours en quantité suffisante pour assurer la vie du végétal en hiver et former les premiers bourgeons de printemps. Quant aux feuilles, l'intérêt qu'elles présentent au point de vue des réserves n'est que secondaire puisque, suivant l'expression de l'auteur, elles sont plutôt le laboratoire où se forment les réserves que l'organe où elles s'accumulent. Leclerc du Sablon signale seulement leur teneur élevée en sucres avec un maximum en dépôts nutritifs à la fin de l'hiver.

On a vu que la plupart des auteurs qui se sont préoccupés de la régression hivernale de l'amidon, admettaient comme suffisante l'explication de Fischer d'après laquelle ce polysaccharide se désagrègerait sous l'influence du froid en matières grasses et en glucose. Les dosages de Leclerc du Sablon montrent, dans certains cas seulement pour les tiges, une augmentation de sucres simples et de matières grasses, mais en proportions insuffisantes, pour compenser la disparition des principes amylacés. Vraisemblablement « l'amidon qui disparaît en hiver passe à l'état de cellulose de réserve qui imprègne les parois cellulaires. Au printemps cette cellulose reviendrait au moins en partie à l'état d'amidon. La matière hydrocarbonée existerait donc suivant les saisons tantôt à l'état d'amidon tantôt à l'état de cellulose ou d'un composé analogue imprégnant les membranes (1). »

Reprenant les conclusions de Fischer sur les relations entre la disparition de l'amidon et la formation des matières grasses, Weber (2) considère les principes adipeux, non pas comme un déchet de la désagrégation de la molécule amylacée, mais comme une forme différente de réserve ternaire. Quant au rôle possible de protection contre le froid joué par les matières grasses et admis par plusieurs auteurs, Weber émet sur cette influence des doutes

(1) LECLERC DU SABLON. *Loc. cit.*, T. XVIII, p. 8.

(2) WEBER. *Untersuchungen über die Wandlungen der Stärke und Fettgehaltes der Pflanze insbesondere der Bäume*. Anz. Akad. wiss. Wien. 18 p. 286-287, 1909.

sérieux ; il est bien évident qu'étant donné leur insolubilité, leur effet cryoscopique est nul.

C'est cette capacité de résistance au froid caractérisant les végétaux des régions septentrionales de l'Europe, que Lidforss (1) s'est proposé d'étudier. A la suite d'observations nombreuses et d'expériences bien conduites, il considère la désagrégation de l'amidon en hiver dans les organes végétaux, et la concentration élevée du suc cellulaire qui en résulte, comme une adaptation de la plante et un moyen de défense contre le froid.

On voit d'après ce qui précède que jusqu'ici les physiologistes se sont surtout intéressés aux variations des réserves dans les organes vivaces. Les considérations analogues effectuées sur les feuilles sont l'exception et quand elles existent, elles manquent de précision. Le seul fait bien établi, est que ces organes ne se vident jamais complètement de leurs réserves et qu'une partie de celles-ci se trouve ainsi perdue pour le végétal au moment de la chute des feuilles. D'après Harter (2), en effet, les feuilles tombées de Platane contiendraient encore jusqu'à 10 % d'amidon ; les arbres de nos forêts se rapprochant plus ou moins du Platane à ce point de vue, l'auteur fait remarquer l'abondance de la nourriture ainsi mise à la disposition des Bactéries qui vivent sur le sol des régions boisées.

Lefebvre (3), dans ses recherches sur les sucres et les glucosides des *Taxinées*, étudie les variations qui se produisent en cours d'année, dans les quantités absolues des hydrocarbonés considérés. Les sucres hydrolysables par l'invertine et les glucosides, se conduisent exactement de la même façon ; les sucres réducteurs se comportent différemment et d'une façon inverse des glucosides. L'accumulation de ces divers sucres est très appréciable en Novembre et Décembre.

R. Combes (4) établit les modifications qualitatives et quantita-

(1) LIDFORSS. *Loc. cit.*

(2) HARTER. *The starch content of leaves dropped in autumn*. The plant world, XIII, p. 144-147, 1910.

(3) LEFEBVRE. *Application des procédés biochimiques à la recherche et au dosage des sucres et des glucosides dans les plantes de la tribu des Taxinées*. Thèse pour le Doctorat de l'Université, Pharmacie 1907.

(4) R. COMBES. *Variations subies par les composés hydrocarbonés dans les feuilles à l'époque de la chute de ces organes*. C. R. de l'Association française pour l'avancement des Sciences. Congrès de Lille 1909, p. 525-531.

tives intéressant les composés hydrocarbonés au moment de la chute des feuilles. L'auteur dose séparément dans les tissus foliaires de divers arbres à feuilles caduques et d'une espèce à feuilles persistantes : les sucres réducteurs, les sucres non réducteurs, les dextrans, les glucosides et les polysaccharides complexes.

Les analyses portent :

1° sur des feuilles cueillies quinze jours avant leur chute.

2° sur des feuilles identiques sur le point de tomber.

Les résultats obtenus par l'auteur peuvent se résumer comme il suit : chez les espèces étudiées il n'y a jamais migration totale des hydrates de carbone contenus dans les feuilles vers les parties vivaces, avant leur chute ; dans plusieurs espèces il y a même accumulation de ces substances. En général, la proportion des hydrocarbonés solubles est plus considérable dans les feuilles tombées que dans les feuilles encore vivantes. C'est l'inverse pour les hydrates de carbone insolubles.

Vintilescu (1) a montré que dans les différents *Ligustrum* les sucres et les glucosides diminuent dans les feuilles à mesure que ces organes vieillissent.

Schulz et Schütz (2) à la suite de toute une série d'analyses effectuées sur des feuilles d'*Acer Negundo* de Mai à Septembre, établissent que l'augmentation du poids des feuilles pendant le jour n'est pas due seulement aux hydrates de carbone, mais que les albuminoïdes, les éléments des tissus et les substances minérales y contribuent largement.

Schulz et Schütz insistent particulièrement sur ce fait que, dès Juillet, les composés albuminoïdes, la potasse, l'acide phosphorique et les hydrates de carbone, paraissent quitter la feuille pour émigrer vers les parties vivaces de la plante. Les auteurs considèrent par suite cette migration, non pas comme une tendance économique du végétal, mais plutôt comme la conséquence de ce fait que la feuille perd peu à peu la faculté d'effectuer la synthèse des matières albuminoïdes. L'acide phosphorique des feuilles, ne pouvant plus être

(1) VINTILESCO. *Recherches biochimiques sur quelques sucres et glucosides*. Thèse 1910, Paris.

(2) SCHULZ und SCHÜTZ. *Die Stoffwanderungen in den Laubblättern des Baumes in ihren Beziehungen zum herbstlichen Blattfall*. Landw. Versuchsst., LXXI, p. 299, 1909.

utilisé, quitterait ces organes pour passer dans la tige où la synthèse des substances protéiques serait toujours possible.

Les critiques de Wehmer, les travaux de R. Combes, de Schulz et Schütz avaient amené les physiologistes à émettre des doutes sérieux sur l'hypothèse de Sachs. Réagir contre cette tendance, tel est le but que s'est proposé Swart (1), dans son mémoire qui traite de la migration des substances des feuilles au moment de leur chute.

Passant en revue tous les travaux ayant trait à la migration automnale des principes minéraux et organiques des feuilles, à la suite de recherches personnelles sur les composés minéraux et albuminoïdes de ces mêmes organes, l'auteur conclut catégoriquement à la migration de ces substances, d'accord en cela avec Ramaun et Stahl, ce départ des principes contenus dans les feuilles s'effectuerait surtout dans la courte période de décoloration des organes foliaires.

Il est à remarquer toutefois que les conclusions de Swart n'intéressent que les composés albuminoïdes et minéraux. Les hydrates de carbone sont systématiquement laissés de côté par suite de l'insuffisance des recherches se rapportant à ces espèces chimiques. Il est vrai que dans la deuxième partie de son mémoire exclusivement consacrée à l'étude microchimique du phénomène de jaunissement des feuilles, Swart constate la régression automnale de l'amidon et admet la migration de ce polysaccharide de réserve sous la forme d'amidon soluble ou de sucres simples.

Il est donc nettement établi par toute cette série de recherches :

1° que les feuilles caduques se vident partiellement en automne, avant leur chute, de leurs composés albuminoïdes et de certains principes minéraux, en particulier de P^2O^5 et K^2O .

2° que les feuilles mortes renferment des quantités très appréciables de sucres solubles et insolubles, qui se trouvent perdus pour la plante, ce qui est contraire à l'hypothèse de Sachs.

On peut alors se demander avec Wehmer (2) et R. Combes (3)

(1) SWART. *Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern*. Iena. Fischer, 1914.

(2) WEHMER. *Loc. cit.*

(3) R. COMBES. *Les opinions actuelles sur les phénomènes physiologiques qui accompagnent la chute des feuilles*. Revue générale de Botanique, T. XXIII, 1911, p. 159.

si la diminution automnale des hydrocarbonés insolubles n'est pas compensée par l'augmentation rigoureusement établie des hydrates de carbone solubles, ces derniers étant entraînés ensuite, en vertu de leur solubilité, par les agents atmosphériques. Dans ce cas il n'y aurait plus *émigration*, mais seulement *transformation* des composés hydrocarbonés. Il convient toutefois de remarquer que les deux hypothèses supposent la transformation chimique des corps hydrocarbonés insolubles en corps hydrocarbonés solubles ; mais tandis que l'hypothèse de l'émigration nettement finaliste fait intervenir les forces vitales du végétal qui rappellerait à lui les principes nutritifs et énergétiques restant dans les feuilles, l'hypothèse de la simple transformation essaye de trouver l'explication du phénomène dans les conditions de milieu où évolue la plante ; elle suppose l'intervention d'agents physiques ou physiologiques dont le rôle est indiscutable et les effets parfaitement connus. Ce qui rend cette dernière hypothèse encore plus vraisemblable c'est qu'il semble bien que les agents atmosphériques, et surtout les basses températures fréquentes en automne dans nos régions, jouent un rôle important dans les transformations des hydrates de carbone insolubles en sucres solubles.

Le fait bien connu de la transformation de l'amidon en sucre aux basses températures a été observé dans les feuilles des arbres et les jeunes rameaux par Fischer (1). Copeland (2), Rosenberg (3) et Lidforss (4) ont constaté le même phénomène chez les arbustes et les plantes herbacées vivaces. Müller-Thürgau (5), dès 1883, avait déjà montré que les pommes de terre placées dans un milieu dont la température est comprise entre 0° et + 6° deviennent sucrées (Süswerden). Dans une série de recherches actuellement en cours, j'ai constaté une formation très nette de sucres réducteurs et non réducteurs, dans des fragments de ces mêmes tubercules placés dans la glace fondante.

Enfin il peut se faire que les deux opinions en présence soient

(1) FISCHER. *Loc. cit.*

(2) COPELAND, *Einfluss von Licht und Temperatur an dem Turgor*. Bot. Cent., 1896, p. 5.

(3) ROSENBERG. Bot. Cent., 1896, Bd. LXVI ; p. 337.

(4) LIDFORSS. *Loc. cit.*

(5) MÜLLER-THÜRGAU. *Loc. cit.*

exactes en ce sens que l'émigration et l'entraînement par les agents atmosphériques concourent l'un et l'autre à l'évacuation des composés contenus dans les feuilles à la fin de leur période végétative.

De nouvelles recherches sont donc nécessaires pour essayer de résoudre cette question.

D'ailleurs, dans la plupart des travaux que je viens de résumer, il s'est glissé une cause d'erreur signalée déjà par Wehmer en 1892 à propos des matières minérales.

En 1911 R. Combes, dans le mémoire déjà cité, fait remarquer que cette même erreur existe dans la plupart des recherches sur la migration des composés hydrocarbonés; elle consiste, on l'a vu, en ce que les auteurs ont basé leurs conclusions sur des résultats d'analyses rapportés, non à un nombre déterminé de feuilles, mais à 100 parties de substance sèche ou de substance fraîche, de telle sorte que ce ne sont pas les variations des *quantités absolues* des différents principes minéraux des feuilles qui sont envisagées aux diverses époques de l'année, mais les variations dans la *proportion* des divers composants qui entrent dans 100 gr. de substance sèche ou fraîche (1). »

Et plus loin le même physiologiste ajoute : « Dans tous les cas il est évident que les résultats faisant connaître les variations éprouvées par les différents composés dans un nombre connu de feuilles sont ceux qui présentent le plus d'intérêt au point de vue qui nous occupe. »

J'ai donc entrepris une série d'analyses dans le but, non seulement de mettre en lumière les transformations chimiques subies par les feuilles au moment de leur chute, mais encore le sens du mouvement des principes hydrocarbonés solubles qui y sont contenus. L'étude corrélatrice des modifications anatomiques que subissent ces organes sur la fin de la végétation est intéressante à considérer. Les seuls résultats des analyses ne peuvent pas en effet nous permettre de nous prononcer définitivement sur l'importance du rôle que peuvent jouer l'émigration automnale, si elle existe, et les agents atmosphériques, au cas où ils auraient réellement une influence notable. Mais si, à une époque déterminée, nous pouvons constater le développe-

(1) R. COMBES. *Loc. cit.*, p. 144-145.

ment complet de l'assise subéreuse de chute, sa continuité parfaite, nous serons bien obligés d'admettre qu'à partir de ce moment-là l'émigration, vers les parties vivaces, des principes contenus dans les feuilles n'est plus possible et que, tout en faisant encore corps avec l'arbre, la feuille en est physiologiquement séparée. Si l'évacuation se continue, nous devons admettre dès lors une autre cause d'épuisement ; l'analyse des feuilles abritées et non abritées, la recherche des sucres dans l'eau de pluie ayant arrosé ces dernières seront autant d'indications précieuses qui nous aideront à conclure.

II

PLANTES ANNUELLES

En s'en tenant rigoureusement aux plantes ligneuses, il est bien évident qu'on n'envisage seulement qu'une partie du problème de l'émigration. Il est difficile, en effet, d'étendre aux plantes annuelles les conclusions générales relatives aux végétaux persistants, étant donné le peu de renseignements que l'on possède sur les variations de la composition des plantes herbacées.

A ce point de vue la *Betterave à sucre* (1) (bisannuelle) et les *Céréales* (2) présentent une heureuse exception. L'importance pratique de ces végétaux, tant au point de vue industriel qu'alimentaire, devait tout d'abord attirer l'attention des chimistes et des physiologistes, dans le but de donner satisfaction aux besoins essentiels de l'industrie et de l'agriculture.

Les analyses déjà anciennes de Pierre (3) sur le *Blé* et d'Arendt (4) sur l'*Avoine*, mettent en évidence une accumulation d'acide phosphorique et de matières albuminoïdes dans la graine, surtout sur la fin de la végétation, aux dépens de la partie végétative de la plante.

La migration des substances protéiques de la tige et des feuilles vers le grain se continuerait même après la moisson dans les javelles; mais elle ne serait jamais totale, la paille de blé et surtout la paille d'avoine renfermant encore des quantités très appréciables

(1) Voir à ce sujet : H. COLIN. *Le saccharose dans la Betterave ; formation et disparition*. Revue générale de Botanique, T. XXVIII, p. 289 et suivantes, 1916.

(2) Voir à ce sujet : ANDRÉ. *Sur l'évolution de l'Az, du P. et du S. au cours de la végétation de l'Orge*. C. R. Ac. Sc., Paris CLIV, p. 1627-1630.

(3) PIERRE (Isidore). *Recherches expérimentales sur le développement du blé et sur la répartition dans ses différentes parties des éléments qui le constituent à diverses époques de son développement*. Bull. Soc. Linn. de Normandie, T. IX, 1863-1864.

(4) ARENDT. *Untersuchungen über einige Vorgänge in der Vegetation der Haferpflanze*. Landwirth. Versuchsst., B. I, 1859, p. 31.

d'albuminoïdes et de substances minérales, en particulier de l'acide phosphorique et de la potasse. Les mêmes conclusions relatives aux substances minérales, indiquées plus haut, se dégagent des analyses de Hornberger et Raumer (1) sur les plants de *Mais*.

Le taux des principes minéraux de l'appareil végétatif va donc s'abaissant de plus en plus, surtout dans la dernière phase de la vie de la plante. Il résulte des travaux de Lechartier (2) que, lorsque dans les feuilles le taux d'un des principes minéraux essentiels (acide phosphorique ou potasse) s'abaisse au-dessous d'un certain minimum, ces organes s'altèrent, jaunissent et meurent.

Toujours d'après le même auteur, les organes foliaires élaborent et emmagasinent des principes minéraux qui sont ensuite utilisés pour la nutrition des parties les plus jeunes de la plante et spécialement des tubercules et des graines.

Indépendamment des variations saisonnières, la teneur d'une plante en sels minéraux, dans le cours de la végétation, varie dans des proportions souvent considérables sous diverses influences, telles que la constitution du terrain, l'excès d'humidité ou de sécheresse et c'est sans doute à ces mêmes facteurs qu'il faut attribuer les variations dans la composition de mêmes plantes aux différentes altitudes.

D'après Dusserre (3), le foin des hautes montagnes est plus riche en matières azotées et en matières grasses que celui de la plaine ; il renferme en revanche moins de substances ligneuses. Son pouvoir nutritif est donc plus considérable, d'où la réputation méritée des pâturages des hautes altitudes.

On voit, par ce qui précède, qu'il n'est question dans les analyses effectuées par les différents auteurs, que des matières minérales et des principes albuminoïdes et gras. Les hydrates de carbone sont systématiquement laissés de côté ou confondus avec des espèces chimiques nettement différentes. Les principes sucrés et azotés, au

(1) HORNBERGER et RAUMER. *Chemische Untersuchungen über das Wachstum der Maispflanze*. Landw. Jahrb., 1882, 11, S. 395 ff.

(2) LECHARTIER. *Des variations du Topinambour au point de vue des matières minérales ; rôle des feuilles dans le développement de la plante*. Annal. agron., Février 1892.

(3) DUSSERRE. *Composition du foin de haute montagne*. C. R. trav. Soc. helv. Sc. nat., 111-114.

point de vue de leur migration dans les plantes annuelles, ont été le sujet d'importantes recherches de la part d'André (1). Il résulte des travaux de ce physiologiste sur le *Lupin blanc* et le *Sinapis alba*, qu'à partir de la floraison, l'azote organique émigre peu à peu vers les graines ; la migration des albuminoïdes s'effectue à peu près de la même façon dans les deux plantes, avec cette différence toutefois que le *Lupin* renferme toujours, même pendant la maturation des fruits, une forte proportion d'azote amidé soluble. Cette anomalie s'explique par la persistance des tubercules radicaux dans les organes souterrains de cette légumineuse.

Quant aux variations des hydrates de carbone solubles, tandis qu'il y a décroissance des matières sucrées dans l'appareil végétatif du *Sinapis*, chez le *Lupin*, les sucres augmentent plus ou moins régulièrement pendant tout le développement du végétal. André fait d'ailleurs remarquer que ces sucres simples ne sont que des composés transitoires qui donnent, suivant les espèces considérées, soit des matières grasses par réduction, ou des sucres complexes par condensation moléculaire ou polymérisation. L'intérêt qu'ils présentent est donc d'ordre secondaire par rapport aux formes de réserve proprement dites. Celles-ci diminuent dans la feuille d'une façon régulière, mais dans une proportion plus ou moins forte suivant l'espèce considérée, au profit des graines. Cependant il persisterait toujours, même à la maturité de ces dernières, une proportion plus ou moins élevée de composés azotés et ternaires dans l'appareil végétatif.

Bridel (2) arrive aux mêmes conclusions après une série d'essais échelonnés de Mai à Novembre, effectués sur la *Gentiane* et le *Trèfle d'eau*. Les hydrates de carbone constituent les matériaux de réserve par excellence pour les deux végétaux considérés. A la maturité des fruits, les principes hydrocarbonés s'accumulent à nouveau dans les organes souterrains persistants, racines et rhizomes.

Berthelot, dans le tome 2 de son ouvrage sur la *Chimie végétale et agricole*, a publié un grand nombre d'analyses indiquant la marche

(1) ANDRÉ. *Sur la migration des matières azotées et des matières ternaires dans les plantes annuelles*. C. R. Ac. Sc., Paris, CXXXII, 1058-1060, 1901 ; C. R. Ac. Sc., Paris, CXXXII, 1131-1134.

(2) M. BRIDEL. *Recherches sur les hydrates de carbone et les glucosides des Gentianées*. Thèse de Doctorat, Paris, 1913.

de la végétation dans plusieurs espèces de plantes herbacées. Il établit, aux différentes époques de l'année, la proportion des cendres et des matières organiques contenues dans chaque espèce végétale ; effectuant ensuite l'analyse immédiate de ces substances, il détermine la proportion des différents éléments qui entrent dans la constitution du végétal et établit, en quelque sorte, la formule chimique de la plante.

On voit, d'après ce qui précède, que les données relatives au problème de la migration des principes hydrocarbonés dans les plantes annuelles, sont nettement insuffisantes pour se faire une idée exacte du phénomène ; telle est d'ailleurs l'opinion de Swart (1) qui, tout en reconnaissant l'insuffisance de nos connaissances à ce sujet, n'hésite pas cependant à généraliser l'hypothèse de Sachs. La migration des substances utiles au végétal doit s'effectuer, chez les plantes annuelles comme chez les plantes persistantes, des organes qui sont en train de dépérir vers les parties vivaces, sans autre différence, si ce n'est que cette fonction propre aux racines et à la tige revient, dans ce cas, à la graine mûre.

Dans le but de vérifier cette opinion, j'ai dû étendre mes analyses aux plantes annuelles.

J'ai donc été amené à considérer successivement :

- 1° les feuilles caduques
- 2° les feuilles persistantes
- 3° les feuilles des plantes annuelles
- 4° les variations des hydrates de carbone dans les différents organes des plantes herbacées au cours de la végétation.

(1) SWART. *Loc. cit.*, p. 27.

TECHNIQUE

J'ai adopté la méthode biochimique basée sur l'action spécifique des trois ferments : *invertine*, *amylase*, *émulsine*, de préférence à tout autre, parce qu'elle me permettait de séparer des substances qui, jusqu'ici, avaient été dosées en bloc (amidon et celluloses) ; mais dans le cas d'insuffisance de cette technique, en particulier dans les hydrolyses de sucres inattaquables par les ferments énumérés plus haut, j'ai eu recours à l'action des acides.

J'ai dosé séparément les groupes de composés suivants :

- 1° Les sucres réducteurs et non réducteurs
- 2° Les glucosides
- 3° Les dextrines
- 4° L'amidon
- 5° Les amyloïdes
- 6° Les hémicelluloses
- 7° Les celluloses proprement dites.

Le caractère de solubilité étant d'une importance capitale dans les phénomènes de migration et correspondant au point de vue chimique à un état de condensation différent des principes hydrocarbonés, j'ai cru devoir donner, dans chaque série d'expériences, la somme des hydrates de carbone solubles et celle des hydrocarbonés insolubles.

I

RÉCOLTE DES FEUILLES ET TRAITEMENT PRÉLIMINAIRE

Les feuilles ont été récoltées autant que possible après une belle journée entre 4 et 5 heures du soir, en un nombre correspondant à environ 100 grammes de substance fraîche.

Aussitôt après leur récolte, les feuilles étaient pesées, coupées aux ciseaux en très petits fragments et immergées dans un liquide bouillant dont la composition était la suivante :

Alcool à 90°	1000 cm ³
Carbonate de chaux	2 gr.

Ce traitement a pour but de fixer la composition des feuilles et d'empêcher ainsi les modifications d'ordre chimique qui pourraient se produire dans la constitution des différents hydrates de carbone, soit sous l'influence des différences de température soit sous l'influence des diastases. L'alcool bouillant détruit ces dernières et empêche les modifications de se produire. Le carbonate de chaux est ajouté afin de neutraliser les acides existant normalement dans les feuilles, ces acides pouvant à la température de l'ébullition modifier une partie des composés sucrés.

Après ce traitement, les fragments de feuille sont séparés de leur bain alcoolique, séchés avec les précautions habituelles, puis réduits en poudre. Le liquide alcoolique est conservé et ajouté ultérieurement à l'alcool d'épuisement de la poudre de feuilles.

Un nombre égal de feuilles étaient cueillies en même temps que le lot précédent, pesées, et mises à sécher. Ces dernières feuilles nous permettront de déterminer le poids sec des mêmes organes qui ont été immergés dans l'alcool bouillant et qui ne peut être déterminé directement. Connaissant en effet le poids frais des deux lots de feuilles et le poids sec d'un second lot, on a les données suffisantes pour déterminer le poids sec des feuilles du premier lot.

Epuisement des organes. — La poudre obtenue est d'abord épuisée à l'éther anhydre. Ce traitement a pour but d'éliminer les matières grasses qui pourraient gêner dans les traitements ultérieurs et en particulier entraver l'épuisement par l'eau froide. L'éther ayant servi à l'épuisement est distillé dans le vide et le résidu obtenu pouvant renfermer quelques glucosides, est conservé pour être ajouté au liquide tenant en dissolution les glucosides solubles dans l'alcool. La poudre séchée à l'air libre est prête pour l'extraction des principes hydrocarbonés mentionnés plus haut.

Méthode de séparation des divers composés hydrocarbonés. —
1° L'épuisement par l'alcool à 95°, bouillant, enlève tous les sucres et la plus grande partie des glucosides, le terme glucoside étant pris dans son acception la plus large, c'est-à-dire, d'après R. Combes « les principes immédiats qui, par dédoublement sous l'action d'un acide, de l'eau à 200° ou encore d'une diastase spéciale, fournissent une matière sucrée à côté d'autres substances appartenant

nant le plus souvent à la série aromatique (1). » Nous verrons plus loin comment on effectue la séparation des différents sucres contenus dans la liqueur alcoolique.

2° Le résidu provenant du traitement à l'alcool est repris par de l'eau froide fluorurée (solution de fluorure de sodium à 1 %). Dans ces conditions tous les hydrates de carbone solubles dans l'eau et insolubles dans l'alcool passent en solution.

3° Le résidu obtenu ne renferme plus, à côté de quelques traces de glucosides et des mucilages, que des hydrocarbonés insolubles. Ce résidu est mis en suspension dans une certaine quantité d'eau, porté à l'autoclave à 110° pendant une heure, refroidi à 60° et additionné d'extrait de malt. Le tout est placé à l'étuve à 60° pendant vingt-quatre heures. Par filtration on obtient un liquide plus ou moins coloré contenant, à l'état de maltose, l'amidon renfermé dans les feuilles.

4° La matière solide restant sur le filtre est reprise par l'eau sous pression jusqu'à l'obtention d'un liquide clair et non réducteur après hydrolyse.

La poudre de feuilles est alors prête pour l'extraction des celluloses.

5° Le traitement adopté pour l'extraction des celluloses est celui de l'hydrolyse par des acides dont la concentration s'élève graduellement. Les liqueurs obtenues sont dosées séparément et correspondent à des celluloses de plus en plus condensées.

Il ressort donc du résumé succinct de ma technique, que tous les hydrates de carbone sont dosés à l'état de sucres réducteurs. Ces derniers sont considérés comme du glucose et dosés comme tel quoiqu'en réalité nous ayons affaire à des sucres bien différents, hexoses ou pentoses suivant les cas, comme le montre l'examen rapide des osazones obtenues. J'ai fait cependant exception pour le liquide de saccharification, qui, déféqué, doit renfermer surtout du maltose ; le résultat du dosage, dans ce cas seulement, est exprimé en maltose, dont le pouvoir réducteur est très différent de celui du dextrose.

Le dosage des sucres est effectué suivant la méthode de G. Ber-

(1) R. COMBES, *Loc. cit.*, 289.

trand (1) dont voici le principe : volumes égaux (20 cm³) d'une liqueur sodique (soude + tartrate double de K et Na), d'une liqueur cuivrique (sulfate de cuivre) et de la liqueur à doser, sont mélangés et chauffés à l'ébullition pendant 3 minutes. Il y a réduction ; l'oxydule de cuivre obtenu est repris par une liqueur acide de sulfate ferrique qui se trouve ainsi partiellement réduite à l'état de sulfate ferreux ; le sulfate ferreux formé est dosé par la méthode ordinaire, au permanganate titré. De la quantité de permanganate employée on déduit la quantité de sulfate ferrique réduite, par suite la masse d'oxydule de cuivre formée et de là la quantité de sucre correspondante contenue dans 20 cm de la liqueur à doser. Dans la pratique il existe des tables de G. Bertrand, donnant pour la quantité de cuivre obtenue la teneur correspondante en sucre.

Cette méthode entourée des précautions ordinaires, durée d'ébullition rigoureusement constante avec la même flamme, durée sensiblement égale de chaque dosage, etc., donne d'excellents résultats.

Remarque. — Dans son mémoire sur les rapports entre les sucres et l'anthocyane, R. Combes fait l'importante remarque suivante (2) : « Les divisions que l'on a l'habitude d'admettre dans le groupe des substances hydrocarbonées et surtout dans celui des hydrates de carbone facilement saccharifiables, sont très conventionnelles et ne reposent que bien rarement sur des distinctions d'ordre chimique ; de même la nature des sucres mis en liberté dans l'hydrolyse de chacun de ces corps, glucosides, gommés, mucilages, amidon, celluloses facilement hydrolysables, ne permet pas de les classer » et plus loin le même auteur ajoute : « si nous ne connaissons pas exactement chacune des espèces chimiques hydrocarbonées, à plus forte raison ne possédons-nous pas de méthode générale permettant de les isoler et de les doser dans les mélanges complexes qui les renferment ; c'est ainsi que les procédés de dosage varient avec chaque auteur et avec le but poursuivi. Les résultats, obtenus pour les diverses recherches, ne peuvent donc être comparés qu'autant que l'on connaît d'une manière exacte les méthodes de séparation et de dosage employées dans chaque cas. »

(1) G. BERTRAND. *Le dosage des sucres réducteurs*. Bull. Soc. Chim., (3) XXXV, p. 1287, 1906.

(2) R. COMBES. *Rapports entre les composés hydrocarbonés et la formation de l'anthocyane*. Annales des Sciences naturelles, Botanique, 9^{me} série, p. 2339.

D'où nécessité absolue de donner intégralement et rigoureusement toute la suite des opérations effectuées et de décrire la technique dans ses moindres détails.

II

EXTRACTION ET DOSAGE DES SUCRES TRAITEMENT DE LA LIQUEUR ALCOOLIQUE

La poudre déjà épuisée à l'éther est versée dans un flacon d'Erlenmayer d'un litre, additionnée de 500 cm³ d'alcool à 95° et portée au bain-marie à 80° pendant quelques instants. Dans ces conditions les sucres passent peu à peu en solution dans l'alcool. On laisse en contact pendant trois jours en agitant fréquemment pour assurer une diffusion plus rapide ; puis, on décante sur un filtre. Le résidu est traité de la même façon une deuxième puis une troisième fois. La liqueur alcoolique obtenue, environ 1500 cm³ est ajoutée à l'alcool ayant servi à fixer les feuilles dans le traitement préliminaire ce qui donne une quantité de liquide alcoolique total qu'on ramène à 2000 cm³.

La liqueur alcoolique contient les hydrates de carbone suivants :

- 1° Les sucres réducteurs et non réducteurs.
- 2° Les glucosides solubles dans l'alcool (1).

C'est l'analyse quantitative de cette liqueur alcoolique portant sur les différents composés hydrocarbonés qui y sont contenus que l'on réalise ensuite.

Dosage de la totalité des sucres contenus dans la liqueur alcoolique à l'état libre ou en combinaison.

100 cm³ de la liqueur alcoolique sont étendus de leur volume d'eau distillée, additionnés de 4 cm³ de SO⁴H² concentré et portés à

(1) Il faut mentionner l'existence d'une substance soluble dans l'alcool bouillant qui se précipite à froid en grumeaux plus ou moins abondants suivant les espèces et l'âge des feuilles considérées. Ce précipité, vu au microscope après plusieurs dissolutions dans l'alcool suivies de précipitation, présente un aspect givré. Il ne donne pas de sucre à l'hydrolyse.

120° à l'autoclave pendant une heure. Dans ces conditions les composés glucosidiques sont hydrolysés, les sucres réducteurs ou non, les polysaccharides, sont dédoublés en leurs monosaccharides constituants. Le liquide d'hydrolyse est neutralisé, déféqué à la liqueur de Courtonne, ramené par addition d'eau distillée au volume de 200 cm³, et dosé. Le dosage portant sur 20 cm³, la multiplication du chiffre obtenu par 10 et par 20 me donne le nombre R_1 qui représente la totalité des monosaccharides entrant dans la constitution des différents hydrates de carbone contenus dans la liqueur alcoolique. Ce que je représente de la façon schématique suivante :

$R_1 = \text{Sucres réducteurs préexistant dans les feuilles} + \text{sucres provenant du dédoublement des disaccharides ou trisaccharides réducteurs ou non} + \text{sucres provenant de l'hydrolyse des composés glucosidiques.}$

Sucres réducteurs.

Le volume restant, c'est-à-dire 1900 cm³, est distillé dans le vide à une température aussi basse que possible et concentré au dixième. Une partie des substances solubles dans l'alcool et insolubles dans l'eau se précipite. Par filtration on les élimine ; le précipité restant sur le filtre, soigneusement lavé à l'eau bouillante pour le débarrasser des traces de sucres qu'il aurait pu entraîner mécaniquement, est conservé pour un traitement ultérieur. Le filtrat est amené à 200 cm³ par son complément d'eau distillée. 100 cm³ du résidu de distillation sont déféqués à l'acétate de plomb rigoureusement neutre, ramenés à 200 cm³ par addition d'eau distillée et dosés. Le dosage du résidu de distillation brut sans défécation préalable a un pouvoir réducteur beaucoup plus élevé que le même résidu déféqué car, à l'action réductrice des sucres s'ajoute celle des phénols, des tannins non glucosidiques et autres substances réductrices qui n'ont aucun rapport avec les sucres et qu'on serait tenté de compter comme hydrates de carbone. Le résultat obtenu dans le dosage de 20 cm³ du liquide déféqué multiplié par 10, nous donne la teneur en sucres réducteurs de 100 cm³ de résidu alcoolique. En multipliant par deux, on a la somme des sucres réducteurs contenus dans tout le résidu alcoolique et par suite dans 1900 cm³ de liqueur alcoolique primitive. Une simple règle de trois nous donne la quantité R_2 des sucres réduc-

teurs contenue dans 2000 cm³ de liqueur primitive et par suite dans l'ensemble des feuilles ou folioles.

$$R_2 = \text{Sucres réducteurs existant dans les feuilles.}$$

Le précipité plombique de défécation est conservé pour un traitement ultérieur.

Dédoublment des sucres non réducteurs.

Les 100 cm³ restant du résidu de distillation sont additionnés de 1 gr. d'invertine préparée suivant le procédé de Bourquelot (1). Le tout, additionné de 1 gr. de NaF, est placé à l'étuve à 56° pendant 4 jours puis ramené à 200 cm³ par son complément d'eau distillée. Je divise ce dernier liquide en 2 parties égales *a* et *b*.

La partie *a* = 100 cm³ est déféquée à l'acétate neutre de plomb complétée à 200 par addition d'eau distillée et dosée. Le résultat obtenu pour 20 cc. de liquide multiplié par 10 donne la totalité des sucres réducteurs et non réducteurs contenus dans 50 cm³ du résidu alcoolique. En multipliant par 4, j'obtiens la somme des sucres réducteurs et non réducteurs contenus dans le résidu de distillation, c'est-à-dire dans 1900 cm³ de la liqueur primitive. Par un simple calcul, j'ai la quantité correspondante à 2000 et par suite la totalité R_3 des sucres réducteurs et non réducteurs contenus dans les feuilles.

$$R_3 = \text{Sucres réducteurs} + \text{Sucres non réducteurs.}$$

$$R_3 - R_2 = \text{Sucres non réducteurs.}$$

Le précipité plombique obtenu est conservé comme les précédents.

Sucres provenant de l'hydrolyse des glucosides.

1° La partie (b) = 100 cm³ provenant de l'inversion du résidu de distillation, est additionnée de 2 cm³ de SO⁴H² concentrée et portée à 120° dans un autoclave pendant une heure. La liqueur obtenue est

(1) « On agite de la levure, fraîchement préparée, dans de l'alcool à 95°, on laisse reposer une demi-heure, on essore à la trompe et on fait sécher rapidement à l'étuve à 30°. En triturant 1 gr. de produit sec dans 100 cm³ d'eau distillée saturée de thymol, et en filtrant on a une solution très active qui se conserve au-delà d'une semaine. » E. BOURQUELOT. *Recherche, dans les végétaux, du sucre de canne à l'aide de l'invertine et des glucosides à l'aide de l'émulsine*. Journ. de Pharmacie et de Chimie, T. II, 1901, p. 481.

neutralisée, déféquée, ramenée à 200 cm³ et dosée. Le résultat obtenu pour 20 cm³ du liquide multiplié par 10, donne la somme des sucres réducteurs contenus dans 50 cm³ de la liqueur résiduelle. En retranchant ce qui revient, dans cette portion du liquide, aux sucres réducteurs déjà existants, aux sucres non réducteurs, on a ainsi les sucres glucosidiques contenus dans les 50 cm³ de liqueur résiduelle.

2° Les précipités plombiques obtenus dans la défécation des liquides :

a) avant le dosage des sucres réducteurs (provenant de 100 cm³ de résidu)

b) avant le dosage du liquide d'inversion (provenant de 50 cm³ de résidu).

sont mis ensemble et en suspension dans 100 cm³ d'eau distillée acidifiée à 2 % ; on y ajoute le précipité formé au cours de la concentration de la liqueur alcoolique, et on chauffe à 120° à l'autoclave pendant une heure.

Dans ces conditions l'hydrolyse des glucosides est complète. Le produit d'hydrolyse, filtré, neutralisé, déféqué et dosé donne la quantité de sucres réducteurs provenant du dédoublement d'une partie des composés glucosidiques solubles dans l'alcool. Si à ce résultat on ajoute celui qui représente les sucres glucosidiques obtenus dans l'hydrolyse du liquide d'inversion par les acides, on obtient la totalité des sucres glucosidiques contenus dans 1900 cm³ de liqueur primitive. Il est facile de calculer la quantité de sucres en combinaison glucosidique correspondant à 2000 cm³ et, par suite, ceux qui sont contenus dans l'ensemble des feuilles.

Remarque. — Nous pouvons obtenir la somme des sucres glucosidiques d'une autre façon. Si au résultat de l'hydrolyse de la liqueur primitive R_1 nous retranchons successivement :

- | | |
|--|----------------------|
| 1° les sucres réducteurs déjà existant | } c'est-à-dire R_3 |
| 2° les sucres non réducteurs, | |

R_1 différence correspond aux sucres glucosidiques.

$$\begin{aligned}
 R_1 - R_3 &= (\text{Sucres réducteurs} + \text{Sucres non réducteurs} + \\
 &\text{Sucres glucosidiques}) - (\text{Sucres réducteurs} + \text{sucres non réducteurs}) \\
 &= \text{Sucres glucosidiques.}
 \end{aligned}$$

Le résultat obtenu doit être identique dans la limite des erreurs d'expérience à celui que l'on obtient par l'hydrolyse directe de la liqueur primitive. J'ai donc là une vérification de l'exactitude de la technique employée.

III

MÉTHODE DU TRAITEMENT DU LIQUIDE PROVENANT DE L'ÉPUISEMENT PAR L'EAU DE LA POUDRE DE FEUILLES.

Le résidu du traitement alcoolique est jeté sur un filtre et lavé à l'alcool pour enlever les dernières traces de sucre. La liqueur alcoolique ainsi obtenue n'étant pas réductrice est laissée de côté. Le résidu restant sur le filtre est alors repris à la température ordinaire par 500 cm³ d'eau additionnée de 1 % de fluorure de sodium. Le fluorure de sodium a pour but d'empêcher le développement des microorganismes dans un milieu aussi favorable. L'épuisement par l'eau est assez long, la filtration est généralement très lente à cause des matières mucilagineuses qui obstruent les pores des filtres. La présence d'un antiseptique est donc indispensable.

On laisse la poudre en contact avec l'eau fluorurée pendant 3 jours en agitant fréquemment ; on laisse reposer, on décante sur un filtre. La vitesse de filtration est très variable suivant l'âge des feuilles traitées. C'est déjà un indice des différences chimiques existant entre des feuilles appartenant à une même espèce végétale mais d'âges dissemblables. La filtration est surtout très lente chez les feuilles d'automne, sans doute à cause de leur grande richesse en composés mucilagineux.

On répète la même opération une deuxième, puis une troisième fois. On obtient ainsi une liqueur aqueuse plus ou moins colorée que l'on ramène par addition d'eau distillée à un volume de 1500 cm³. Cette liqueur contient :

- 1° Les glucosides solubles dans l'eau.
- 2° Les dextrines proprement dites.

3° Les phénols et autres substances réductrices qui ne sont pas des sucres.

Il faut doser, dans ce mélange de substances en solution, les hydrates de carbone qui y sont contenus.

Somme des hydrocarbonés contenus dans la liqueur aqueuse fluorurée.

100 cm³ de la liqueur aqueuse précédente sont additionnés de 2 cm³ de SO⁴H² pur et concentré, et portés pendant 1 h. à 120° dans l'autoclave. Le liquide obtenu est neutralisé, déféqué à l'acétate neutre de plomb, ramené à 200 cm³ par addition d'eau distillée et dosé.

Le résultat du dosage portant sur 20 cm³ de liquide, multiplié par 10 donne la totalité des substances hydrocarbonées exprimées en glucose, provenant du dédoublement des glucosides solubles dans l'eau et de l'hydrolyse des dextrines et mucilages contenus dans 100 cm³ de liqueur aqueuse fluorurée.

Le résultat obtenu multiplié par 15 donne la totalité des hydrates de carbone exprimés en glucose, provenant du dédoublement des glucosides solubles dans l'eau, des dextrines et mucilages contenus dans l'ensemble des feuilles ou folioles.

$$R_1 = \text{Sucres des glucosides} + \text{sucres des dextrines.}$$

Les 1400 cm³ restant sont déféqués par la quantité nécessaire de liqueur de Courtonne. Le précipité plombique obtenu est très abondant et de couleur différente suivant les échantillons de feuilles traités. Je laisse reposer une demi-journée, puis le liquide est décanté sur un filtre, le précipité lavé avec une petite quantité d'eau bouillante pour entraîner les dernières traces de dextrines retenues mécaniquement dans le volumineux précipité plombique. Ce dernier est conservé pour un traitement ultérieur.

Dans le filtrat, l'excès de plomb est précipité par une quantité suffisante de SO⁴H² à 20 %. On reconnaît que ce résultat est atteint, quand après avoir laissé reposer, une goutte de SO⁴H² ne produit plus le précipité blanc caractéristique de SO⁴Pb.

On décante sur un filtre puis on lave le précipité blanc de sulfate

de plomb et le filtre avec une petite quantité d'eau distillée bouillante. Le filtrat obtenu parfaitement incolore est neutralisé avec la quantité rigoureusement nécessaire de soude à 20 %. On neutralise ainsi et l'excès de SO^4H^2 et l'acide acétique mis en liberté par l'acide sulfurique qui auraient pu, dans la suite, détruire une partie des dextrines.

La liqueur incolore obtenue est concentrée dans le vide jusqu'à un volume d'environ 100 cm^3 que j'amène à 100 cm^3 exactement par l'addition d'eau distillée si c'est nécessaire. Le résidu de distillation rigoureusement neutre est additionné de 2 cm^3 de SO^4H^2 à 66 B° et passé à l'autoclave à 120° pendant 1 heure. Dans ces conditions l'hydrolyse des dextrines est complète. Toutes les substances solubles dans la liqueur primitive et autres que les dextrines sont en effet éliminées en totalité par la liqueur de Courtonne et précipitées à l'état de combinaisons plombiques. La liqueur hydrolysée contient donc seulement les sucres provenant de l'hydrolyse des dextrines et peut-être aussi ceux d'une petite quantité de composés glucosidiques ayant échappé à la défécation par l'acétate de plomb. L'hydrolyse de ces derniers ayant libéré des composés aromatiques, ceux-ci précipiteront par la liqueur de Courtonne ; nous aurons ainsi un indice de l'importance de cet apport de sucres par la formation d'un précipité plombique plus ou moins abondant. La liqueur d'hydrolyse est donc neutralisée par la quantité exactement nécessaire de soude à 20 % et ramenée à 200 par addition d'eau distillée. A ce moment, une goutte d'acétate de plomb ajoutée à la solution neutre de sucres ne donne qu'un léger louche qui n'augmente pas par l'addition d'une quantité plus grande d'acétate neutre de plomb.

J'en ai conclu que les glucosides ayant échappé à la défécation n'existent qu'à l'état de traces négligeables. Le dosage des sucres de la liqueur hydrolysée, neutralisée, représente donc seulement les sucres provenant des dextrines. Le résultat du dosage multiplié par 10 donne les dextrines exprimées en glucose contenues dans 1400 cm^3 de la liqueur aqueuse fluorurée. Par un simple calcul on en déduit la quantité de dextrines exprimées en glucose contenues dans 1500 cm^3 de liqueur aqueuse et par suite dans l'ensemble des feuilles ou folioles.

$$R_2 = \text{Sucres des dextrines.}$$

Par soustraction j'obtiens donc les sucres exprimés en glucose, provenant du dédoublement des glucosides.

$R_1 - R_2 = \text{Sucres de glucosides} + \text{Sucres de dextrine} - \text{Sucres de dextrine} = \text{Sucres de glucosides}.$

Traitement du précipité plombique précédent. Le précipité plombique de défécation de la liqueur aqueuse est mis en suspension dans 100 cm³ d'eau distillée avec 2 cm³ de SO⁴H² à 66 B° et porté à l'autoclave pendant 1 h. à 120°. Dans ces conditions le dédoublement des composés glucosidiques est total. Le mélange obtenu est filtré, neutralisé, déféqué, dosé, porté à 200 cm³ par l'addition d'eau distillée.

Le résultat du dosage multiplié par 10 donne la quantité de sucres entrant dans les combinaisons glucosidiques précipitées par l'acétate de plomb. Ce nombre est sensiblement égal à celui déjà obtenu par l'hydrolyse du liquide aqueux d'épuisement non déféqué,

IV

AMIDON

TRAITEMENT DU LIQUIDE DE SACCHARIFICATION

Le résidu restant sur le filtre après le traitement par l'eau froide fluorurée, renferme toutes les substances hydrocarbonées insolubles dans l'alcool et dans l'eau, c'est-à-dire l'amidon et les celluloses ; il renferme aussi des composés glucosidiques ayant échappé aux épuisements aqueux et alcooliques et dont il faudra tenir compte dans la suite.

Voulant obtenir séparément l'amidon et les celluloses, j'ai dû renoncer au traitement du résidu par les acides étendus dont l'action hydrolysante s'exerce sur l'amidon, mais aussi d'une manière efficace sur les celluloses faiblement condensées.

J'ai employé l'extrait de malt dont l'action hydrolysante porte uniquement sur l'amidon. L'extrait de malt était préparé en laissant macérer pendant 3 heures du malt ordinaire avec de l'eau dans la

proportion de 20 gr. de malt pour 100 d'eau. Une première filtration grossière se fait avec un linge qu'on presse jusqu'à consistance solide du résidu qu'il renferme. Par filtration au papier serré, on obtient un liquide transparent, ambré, mais qui, employé tel quel sur un mélange d'amidon et de celluloses attaque aussi les celluloses. Il renferme en effet, à côté de l'amylase, une cytase, qui dissout et hydrolyse les celluloses. Or dans le grain d'orge, amylase et cytase sont secrétées simultanément. Pour les séparer, on chauffe le mélange des deux ferments à 60° pendant 30'. L'amylase a conservé sa puissance dissolvante sur l'amidon cru tandis que la cytase est détruite.

L'extrait de malt ainsi obtenu est chauffé au bain-marie à 60°, puis placé pendant une demi-heure dans l'étuve sèche à 60°. Le liquide ambré devient trouble et légèrement opalescent, indice certain de modifications importantes dans sa composition physico-chimique. L'extrait ainsi obtenu peut alors servir à la saccharification de l'amidon dans un mélange d'amidon et de celluloses.

Le résidu du traitement à l'eau fluorurée froide est mis en suspension dans 500 cm³ d'eau distillée et placé à l'autoclave à 120° pendant une demi-heure. Ce traitement préliminaire a pour but de modifier les grains d'amidon et de faciliter ainsi l'action postérieure de la diastase. Je laisse refroidir. Dès que le thermomètre n'accuse plus qu'une température de 60°, j'ajoute 50 cm³ de l'extrait de malt préparé comme je viens de l'indiquer ; le tout est mis à l'étuve à 60° pendant 24 heures ainsi qu'un flacon d'Erlenmeyer témoin contenant 1 gramme d'amidon transformé en empois dans 500 cm³ d'eau et 50 cm³ d'amylase pour suivre la marche de la saccharification. Un autre flacon d'Erlenmeyer témoin, contenant 50 cm³ du même extrait de malt additionné de 500 cm³ d'eau, est placé au même moment dans l'étuve à 60°.

La saccharification est terminée quand les prises d'essai dans la saccharification témoin donnent une teneur constante en maltose. Ce résultat atteint, on décante sur un filtre ; le résidu obtenu est conservé pour un traitement ultérieur. Le filtrat, 500 cm³, renferme les principes hydrocarbonés suivants :

1° Le maltose provenant de la saccharification de l'amidon des feuilles.

2° Les sucres réducteurs ajoutés en même temps que l'extrait de malt.

3° Les glucosides solubles dans l'eau et ayant échappé à l'action de l'eau fluorurée ainsi que des gommés, des mucilages, dont l'action se fait surtout sentir sur la filtration, qui est fortement ralentie chez les feuilles âgées.

4° Les dextrines résiduelles provenant de la saccharification de l'amidon et de l'extrait de malt.

La liqueur obtenue plus ou moins colorée est traitée de la façon suivante :

100 cm³ sont déféqués à la liqueur de Courtonne, ramenés à 200 cm³ par l'addition d'eau distillée et dosés ; le résultat obtenu multiplié par 10 représente la somme R''_1 des sucres réducteurs, et plus exactement, du maltose contenu dans 100 cm³ de la liqueur primitive. En multipliant ce dernier chiffre par 5 on obtient la quantité de maltose et des sucres réducteurs provenant :

1° de l'hydrolyse de l'amidon des feuilles.

2° des sucres réducteurs existant déjà dans l'extrait de malt.

L'extrait de malt témoin est mesuré, ramené à 500 cm³, déféqué et dosé. Le résultat obtenu R''_2 est retranché du nombre précédent R''_1 représentant la somme des sucres réducteurs contenus dans la liqueur déféquée. La différence donne la quantité de maltose provenant de l'amidon des feuilles.

$R''_1 - R''_2 = \text{maltose de l'amidon des feuilles} + \text{maltose de l'extrait de malt} - \text{maltose de l'extrait de malt} = \text{maltose de l'amidon des feuilles}.$

Dosage des glucosides. — 100 cm³ de la liqueur primitive sont additionnés de 2 cm³ de SO⁺H² concentré et placés pendant 1 h. dans l'autoclave à 120° en même temps que 100 cm³ d'un liquide acidifié à 2 % dont nous préciserons la nature plus loin. Les glucosides sont hydrolysés en même temps que les dextrines résiduelles de la saccharification ; le maltose existant déjà dans la liqueur est aussi dédoublé. Le liquide d'hydrolyse est neutralisé, débarrassé des composés aromatiques de dédoublement ou autres par l'acétate de plomb rigoureusement neutre, ramené à 200 cm³ par le complément nécessaire d'eau distillée, et dosé. Le résultat du dosage multiplié

par 10 représente la totalité des sucres réducteurs que peuvent donner 100 cm³ de la liqueur brute de saccharification. En multipliant par 5 on obtient la totalité R''₃ des hydrates de carbone exprimée en glucose provenant du traitement précédent et contenus dans l'ensemble des feuilles ou folioles.

Cette somme R''₃ est composée :

1° des sucres réducteurs provenant du dédoublement des glucosides.

2° des sucres réducteurs provenant des dextrines résiduelles de saccharification (dextrines provenant soit de l'amidon des feuilles ou de l'extrait de malt).

3° de l'hydrolyse du maltose provenant soit de l'extrait de malt, soit de l'amidon des feuilles, ce que nous pouvons représenter de la façon schématique suivante :

$R'_3 = \text{Sucres des glucosides} + \text{Sucres des dextrines résiduelles} + \text{Glucose provenant du dédoublement du maltose de l'amidon des feuilles et du dédoublement du maltose d'extrait de malt.}$

On a vu que l'hydrolyse précédente portait sur 100 cm³ de liquide de saccharification brut et sur 100 cm³ d'une autre liqueur acidifiée au même titre. Ces 100 cm³ de liquide proviennent de la liqueur primitive déféquée, qui a servi au dosage du maltose et qui par conséquent représentent 50 cm³ de la liqueur primitive de saccharification. Comme ils renferment tous les hydrates de carbone de la liqueur primitive à l'exception des glucosides, ils seront dédoublés de la même façon que les hydrocarbonés correspondants du liquide de saccharification brut, l'hydrolyse étant effectuée simultanément, dans les mêmes conditions d'acidité et de durée.

Après hydrolyse, la liqueur est neutralisée, ramenée à 200 cm³ par son complément d'eau distillée et dosée. Le dosage portant sur 20 cm³ on multiplie par 10, par 2 et enfin par 5. Le nombre obtenu R''₄, donne la somme des sucres obtenus par l'hydrolyse du liquide de saccharification, sauf les sucres glucosidiques. Par différence on obtient donc ces derniers :

$R'_3 - R''_4 = \text{Sucres glucosidiques contenus dans le liquide de saccharification.}$

L'hydrolyse du précipité plombique obtenu en déféquant 100 cm³

de liqueur primitive donne un liquide qui, filtré, neutralisé, déféqué, dosé, donne la teneur en sucres glucosidiques de 100 cm³ de liquide de saccharification. En multipliant ce nombre par 5, on doit obtenir un nombre très voisin du précédent.

Dextrines résiduelles. — Ce sont les dextrines qui prennent naissance dans la saccharification de l'amidon et dont il est bon de tenir compte.

250 cm³ du liquide de saccharification sont déféqués à l'acétate de plomb, débarrassés de l'excès de plomb par la quantité rigoureusement nécessaire d'acide sulfurique à 20 % puis neutralisés par la soude à 20 % et concentrés dans le vide jusqu'à 20 cm³ environ. Le résidu de distillation est additionné de 200 cm³ d'alcool absolu ; il se forme un précipité abondant contenant entr'autres choses, les dextrines résiduelles qui existaient dans le produit de la saccharification ; on laisse en contact 24 h., on décante sur un filtre ; le précipité, lavé plusieurs fois à l'alcool absolu, est mis en suspension dans 50 cm³ d'eau acidulée à 2 % et porté à l'autoclave pendant 1 h. à 120°. Les dextrines sont hydrolysées ; la liqueur obtenue neutralisée, dosée, donne la quantité de glucose correspondant à la moitié du liquide de saccharification. En multipliant par 2, on obtient la totalité des dextrines résiduelles exprimées en glucose ; l'extrait de malt, traité exactement de la même façon, donne la quantité de dextrines apportée par addition de la diastase. Par soustraction on obtient donc la quantité de glucose correspondant aux dextrines résiduelles de saccharification. Les résultats obtenus sont représentés en maltose et ajoutés à ce dernier.

V

ÉPUISEMENT DU RÉSIDU

PAR L'EAU DISTILLÉE SOUS PRESSION.

TRAITEMENT DE LA LIQUEUR OBTENUE.

La partie solide restant sur le filtre après la séparation du liquide de saccharification, est soigneusement lavée à l'eau distillée bouillante; les liquides obtenus sont ajoutés aux produits de la saccharification.

Le résidu solide renferme encore non seulement toutes les celluloses, mais encore des principes hydrocarbonés glucosidiques, tels que des tannins, des gommés, des mucilages dont il faut se débarrasser. C'est le but du traitement à l'eau sous pression que je vais indiquer brièvement.

Le résidu cellulosique est mis en suspension dans 250^{cm³} d'eau distillée et laissé à l'autoclave à 120° pendant 30 min.. On filtre et lave à l'eau distillée. On recommence ce traitement jusqu'à ce que le liquide obtenu ne soit plus coloré et ne réduise plus la liqueur de Fehling après hydrolyse. Dans ces conditions toutes les gommés et les mucilages solubles dans l'eau sont éliminés. Il en reste certainement une petite quantité à l'état de gommés insolubles; elle sera retrouvée avec les amyloïdes ou les hémicelluloses.

La liqueur obtenue est portée à 800^{cm³} par addition d'eau distillée. 100^{cm³} sont prélevés, additionnés de 2^{cm³}, 5 de So^4H^2 concentré et pur et laissés à l'autoclave pendant 1 h. ou 2 h. Dans ces conditions l'hydrolyse est complète. Le liquide obtenu est neutralisé à la soude à 20 %, déféqué à l'acétate neutre de plomb, son volume est ramené à 200^{cm³}, puis est dosé sur 20^{cm³}. Le nombre obtenu, multiplié par 10, donne la quantité de sucres réducteurs contenus dans 100^{cm³} de la liqueur primitive. Ce sont en majeure partie des pentoses comme l'indiquent d'une part la réaction rouge violacée que prend l'orcine chlorhydrique, et d'autre part l'observation microscopique des osazones obtenues avec la phénylhydrazine. Le résultat, multiplié par 8, donne la somme des sucres réducteurs contenus dans la liqueur primitive à l'état de composés mucilagineux glucosidiques ou de gommés, et est ajouté aux glucosides.

VI

CELLULOSES

On sait que la cellulose n'est pas une espèce chimique définie, mais un mélange de polysaccharides complexes et variés provenant de la condensation plus ou moins avancée de monosaccharides très divers.

L'hydrolyse par les acides étendus ne portant que sur les hémicelluloses, m'amenait à laisser de côté les celluloses à molécule plus grosse qui représentent dans les feuilles une fraction importante des tissus. Les acides plus concentrés, sous pression, désagrègent bien dans l'échelle des produits de condensation des sucres toute la série jusqu'aux celluloses proprement dites inclusivement, mais détruisent aussi une fraction importante des sucres provenant des celluloses facilement hydrolysables. Pour éviter ce dernier inconvénient, je me suis donc proposé d'obtenir séparément les celluloses qui se trouvent à des états de polymérisation croissants, ou plus exactement des liquides d'hydrolyse correspondant à des celluloses de plus en plus condensées.

Dans ce but le résidu cellulosique est repris par 250 cm³ d'acide sulfurique pur à 1 % et laissé dans l'autoclave à 120° pendant une heure. Les substances amyloïdes, représentant les termes de passage de l'amidon aux celluloses proprement dites, les gommages et mucilages ayant échappé à l'eau sous pression, sont hydrolysés. On décante sur un filtre, on lave le résidu restant sur le filtre plusieurs fois à l'eau distillée bouillante. Le liquide limpide obtenu, plus ou moins fortement coloré, porté à 500 cm³ est alors prêt pour le dosage.

100 cm³ du filtrat sont neutralisés à la soude à 20 %, déféqués à la liqueur de Courtonne, portés à 200 cm³ et dosés sur 20 cm³. Le résultat multiplié par 10 représente la quantité de sucres réducteurs contenus dans 100 cm³ de la liqueur primitive. En multipliant ce nombre par 5, on obtient ainsi en glucose la totalité des sucres réducteurs contenus dans le filtrat précédent.

Le filtre est débarrassé avec beaucoup de précautions des dernières parties de feuilles. La masse pâteuse ainsi obtenue est placée à l'étuve à 80° pour la débarrasser des dernières traces d'eau de

lavage. La masse entièrement sèche est concassée, finement broyée, et se trouve alors prête pour le deuxième traitement.

Hydrolyse par SO^4H^2 à 2,5 %. — La poudre sèche obtenue est additionnée de 250 cm³ d'acide sulfurique pur à 2,5 % et mise dans l'autoclave à 120° pendant une heure. Le liquide surnageant est décanté sur un filtre ; le résidu est lavé soigneusement à l'eau bouillante et les eaux de lavage sont réunies au liquide d'hydrolyse ; le filtrat est porté à 500 cm³. 100 cm³ prélevés sont neutralisés, déféqués et dosés comme précédemment. Le résultat obtenu représente en glucose la quantité de celluloses faiblement condensées contenues dans les feuilles traitées, appelées encore celluloses facilement hydrolysables ou hémicelluloses.

Hydrolyse par SO^4H^2 à 5 %. — La technique est la même que pour les hydrolyses précédentes. La poudre restant sur le filtre est soigneusement séchée à l'étuve à 80° pour la débarrasser des dernières traces d'eau de lavage et traitée par l'acide sulfurique à 5 %.

Le résultat du dosage exprimé en glucose représente la totalité des sucres réducteurs correspondant aux celluloses dont le degré de condensation est plus élevé que les celluloses déjà hydrolysées.

Hydrolyse par SO^4H^2 à 10 %. — Le traitement est identique aux précédents.

Celluloses dissoutes dans l'acide sulfurique à 1 %, 2,5 %, 5 %. — Les liquides acides provenant de l'hydrolyse des celluloses pouvaient renfermer des celluloses simplement dissoutes et par suite n'ayant aucune action sur la liqueur de Fehling. Ces hydrates de carbone se précipitent au moment de la neutralisation à la soude. Pour les hydrolyser je traite les différents liquides d'hydrolyse obtenus, par une acidité double de celle qui a servi à les extraire. La différence entre le premier dosage et le second me donne les celluloses dissoutes ; les chiffres obtenus sont ajoutés aux liquides d'hydrolyse ayant même degré d'acidité. Je n'ai pas cru devoir continuer ce traitement pour les liqueurs d'hydrolyse obtenues avec l'acide à 10 %. Il m'aurait fallu traiter la liqueur obtenue par SO^4H^2 à 20 %. L'expérience m'a montré qu'à une concentration supérieure les sucres d'hydrolyse sont détruits en presque totalité, si bien que

cette technique n'est plus applicable au delà de cette limite. Mais la cellulose préalablement dissoute dans l'acide sulfurique concentré, peut être ensuite hydrolysée par les acides étendus. Ce procédé va me permettre d'hydrolyser les celluloses supérieures ayant échappé aux traitements acides précédents.

Le résidu cellulosique desséché est mis en contact avec une liqueur froide acidifiée de composition suivante :

$$\begin{array}{ll} 1^{\circ} \text{ SO}^4\text{H}^2 \text{ pur et à } 66 \text{ B}^{\circ} & = 14 \text{ cm}^3. \\ 2^{\circ} \text{ Eau distillée} & = 8 \text{ cm}^3, 5. \end{array}$$

Je laisse en contact pendant quelques heures pour donner à la dissolution le temps de s'effectuer, j'étends à 250 cm³ et porte à l'autoclave pendant 1 heure à 120°. Le liquide filtré neutralisé, déféqué, est dosé ; le résultat obtenu représente, en glucose, les celluloses difficilement hydrolysables.

Il est fort probable que le dernier traitement acide n'a pas dissout entièrement toutes les celluloses ; les plus grosses molécules cellulosiques ont dû échapper à la dissolution par l'acide sulfurique concentré et par suite à l'hydrolyse. Elles ne figureront donc pas dans les tableaux résumant les analyses.

D'ailleurs, si dans la succession des opérations que je viens d'énumérer il s'est glissé quelques imperfections provenant soit d'épuisements incomplets, soit d'hydrolyses inachevées, soit de toute autre cause, les résultats obtenus sont toujours dans le même rapport. En effet, les analyses ont porté simultanément sur tous les échantillons d'une même série. Ceux-ci ayant été traités exactement de la même façon, les résultats obtenus sont comparables entr'eux, ce qui est la condition essentielle dans le problème qui nous occupe.

La technique que je viens de décrire a été complétée ou légèrement modifiée dans son application aux feuilles persistantes et cela pour deux raisons. Les feuilles de *Laurier-cerise*, riches en glucosides dédoublables par l'émulsine et en particulier en prulaurasine, je me suis proposé d'étudier à part les variations de ces glucosides au moyen de cette dernière diastase. Enfin, tandis que les feuilles caduques et les différents organes des plantes annuelles se laissaient assez facilement pénétrer par l'amylase et ne contenaient plus trace d'amidon après deux ou trois traitements successifs, il n'en était plus de

même avec les feuilles de *Lierre* ou de *Laurier-cerise* dont l'épuisement amylicé a été très laborieux.

Action de l'émulsine. — Le résidu de distillation ayant subi l'action de l'invertine, est ramené à 100 cm³ par addition d'eau distillée et divisé en deux fractions de 50 cm³. La première est dosée et permet de déterminer la quantité de sucres non réducteurs contenue dans l'extrait alcoolique des feuilles analysées. Les 50 cm³ restant sont déféqués par l'addition d'une quantité suffisante de liqueur de Courtonne, qui précipite à l'état de combinaisons plombiques insolubles les principes colorants contenus dans le liquide à hydrolyser, et en particulier les substances tanniques dont l'action paralysante sur les diastases est bien connue (1). Par filtration, on obtient un liquide faiblement coloré contenant les sucres solubles, la prulaurasine et une petite quantité d'acétate de plomb en excès. Le filtrat est soumis à l'action d'un courant d'acide sulfhydrique qui précipite l'excès de plomb; on filtre de nouveau pour éliminer le sulfure de plomb formé, on lave à l'eau distillée chaude qui entraînera les sucres restés sur le filtre. La liqueur obtenue est mise au bain-marie pour chasser l'acide sulfhydrique en excès, jusqu'au moment où un papier humide imprégné d'acétate de plomb ne se colore plus. La liqueur présente encore une réaction acide faible, provoquée par la présence d'une petite quantité d'acide acétique qui va favoriser l'action diastasique. L'émulsine préparée suivant le procédé indiqué par Hérissé (2) est ajoutée à ce moment. On porte les flacons à l'étuve à 40° où ils seront laissés pendant huit jours. La marche de l'opération est suivie par des dosages journaliers. Un flacon témoin, contenant exactement la même quantité de solution diastasique que celle qui a été ajoutée à l'extrait de feuilles, donnera la quantité de sucres réducteurs contenue dans l'extrait d'amandes douces.

L'action de l'émulsine terminée, les liquides sont ramenés au volume de 150 cm³ par addition d'eau distillée et dosés. Par le calcul on obtient la totalité des sucres réducteurs contenus dans 50 cm³ de la liqueur primitive, c'est-à-dire du liquide d'inversion dont on était parti.

(1) JENTYS. *Sur les obstacles à la découverte de la diastase dans les feuilles et dans les tiges*. Bull. Acad. Sc., Cracovie, Nov. 1892.

(2) HERISSEY. *Recherches sur l'émulsine*. Thèse doct. univ. (Pharmacie) Paris 1899.

En retranchant des résultats obtenus :

1° la quantité de sucres réducteurs contenus dans 50 cm³ de liquide, après l'action de l'invertine et avant celle de l'émulsine.

2° la quantité de sucres réducteurs provenant de l'addition de l'extrait diastasique d'amandes douces et qui nous est donnée par le dosage du témoin d'émulsion.

On obtient ainsi par différence la masse des sucres réducteurs provenant du dédoublement de la prulaurasine et contenus dans 50 cm³ de liquide d'inversion. Par un simple calcul on ramène au volume total. Les résultats sont donnés plus loin au tableau n° V sous le titre « prulaurasine » et doivent être interprétés comme je viens de l'indiquer.

Remarque relative à la saccharification chez les feuilles persistantes.

L'hydrolyse de l'amidon par l'amylase, en suivant la technique déjà indiquée, ne donne pas de résultats satisfaisants avec les feuilles coriaces de *Lierre* et de *Laurier-cerise*. Ce fait trouve son explication dans les travaux de Jentys (1) qui ont mis en évidence les causes d'arrêt possibles dans l'activité des diastases, en présence des organes végétaux. D'une part, l'amidon formerait avec les matières tanniques contenues dans les plantes des précipités insolubles qui résistent à l'influence de la diastase. D'autre part, la diastase serait précipitée, même dans les dissolutions de tannins très faibles. Les composés tanniques seraient donc des matières nuisibles à la transformation diastasique de l'amidon et cette influence serait due à la fois à leur présence même et à la précipitation de la diastase.

Mais il est probable que dans le cas envisagé, ce n'est pas le seul obstacle que rencontre l'amylase.

Les traitements préliminaires à l'alcool ont produit une coagulation énergique des gommés, mucilages, matières pectiques et de toute la série des polysaccharides complexes analogues si abondants dans les feuilles coriaces qui forment, par suite, une gaine impénétrable autour des grains d'amidon. Au moment du traitement par l'eau, j'ai obtenu le gonflement des mucilages.

Pour me débarrasser de ces substances gênantes, j'ai fait précéder

(1) JENTYS. Sur les obstacles à la découverte de la diastase dans les feuilles et dans les tiges. Bull. de l'Ac. des Sc. de Cracovie, Novembre 1892.

l'hydrolyse d'un épuisement aussi complet que possible à l'eau sous pression à 125°. Comme à cette température élevée la substance amy-lacée pouvait être transformée partiellement en amidon soluble, j'ai effectué une saccharification sur le filtrat obtenu à chaque épuise-ment.

Les liqueurs obtenues étaient traitées de la même façon que dans les épuisements postérieurs à la saccharification, en tenant compte des sucres réducteurs provenant de l'hydrolyse de l'amidon soluble. L'opération était terminée lorsque le dernier épuisement ne donnait à l'hydrolyse que des quantités pratiquement négligeables de sucres réducteurs. L'essai à l'acétate de plomb des filtrats provenant des traitements aqueux, montrait que l'épuisement des composés tanni-ques était plus rapide que celui des mucilages. Les liquides d'hydro-lyse des filtrats donnaient très nettement avec l'orcine chlorhydrique la réaction violette des pentoses et avec la phénylhydrazine surtout des pentosazones. La prédominance des pentosanes était donc évi-dente.

Après cet épuisement, la bouillie végétale a été soumise à la saccharification par l'amylase suivant la méthode déjà indiquée.

EXPOSÉ DES RÉSULTATS

PREMIÈRE PARTIE

FEUILLES CADUQUES

Les feuilles caduques sur lesquelles ont porté les analyses appartiennent à trois espèces différentes.

Ce sont :

- 1° des feuilles de *Fagus silvatica*
- 2° — d'*Ampelopsis hederacea*
- 3° — de *Betula alba*

CHAPITRE PREMIER

FEUILLES DE *FAGUS SILVATICA*

Mes analyses ont été effectuées :

1° sur des feuilles récoltées avant, pendant et après le jaunissement, à des intervalles assez rapprochés.

2° sur des feuilles exposées aux intempéries des saisons et sur des organes analogues, abrités, recueillis et fixés le même jour et à la même heure.

Toutes les feuilles des différents lots étaient cueillies sur le même pied et dans les conditions suivantes :

Récolte du 2 novembre. — Depuis plusieurs jours le *Hêtre* présentait les caractéristiques du dépérissement des feuilles. Sur le même arbre il y avait encore :

- 1° des feuilles complètement vertes
- 2° — commençant à jaunir
- 3° — jaunes
- 4° — commençant à brunir
- 5° — brunes.

J'ai choisi des feuilles jaunes.

Récolte du 3 novembre. — Quatre ou cinq nuits avant la récolte, il s'est produit de fortes gelées. (— 1° à — 2° C).

Feuilles du 18 décembre. — Feuilles brunes tombées fin Octobre, récoltées et exposées aux intempéries jusqu'au 18 Décembre.

Les analyses sont résumées dans le tableau I où j'indique les résultats relatifs :

- 1° au poids sec des feuilles
- 2° à leur teneur en sucres réducteurs
- 3° — — non réducteurs

4°	à leur teneur en dextrines
5°	— sucres solubles
6°	— glucosides
7°	— amidon
8°	— amyloïdes
9°	— hémicelluloses
10°	— celluloses facilement hydrolysables
11°	— sucres insolubles
12°	— sucres au total.

TABLEAU I
FEUILLES DE *FAGUS SILVATICA*

I. — RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 1000 FEUILLES							
DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES			TOTAL DES SUCRES SOLUBLES	Glucosides	AMIDON	POIDS SEC TOTAL de 1000 feuil.
	Réducteurs	Nom Réduct.	DEXTRINES				
9 Juin. <i>f. vertes.</i>	2, 565	0, 960	0, 075	3, 600	2, 087	0, 900	126, 800
13 Sept ^{emb.} <i>f. vertes.</i>	2, 692	0, 860	0, 075	3, 627	2, 300	0, 900	110, 900
10 Octobre <i>f. vertes.</i>	1, 900	0, 500	0, 150	2, 550	2, 300	0, 750	105, 500
2 Novemb. <i>f. jaunes.</i>	3, 075	0, 312	0, 225	3, 612	1, 825	0, 700	101, 900
3 Novemb. <i>f. brunes.</i>	2, 087	0, 312	0, 135	2, 534	0, 100	0, 175	91, 100
18 Déc ^{emb.} <i>f. brunes.</i>	0, 575	0, 045	0, 170	0, 790	0, 130	0, 175	87, 500
II. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GR. DE SUBSTANCE SÈCHE							
9 Juin	2, 022	0, 757	0, 059	2, 838	1, 646	0, 709	
13 Septembre	2, 427	0, 775	0, 067	3, 269	2, 072	0, 810	
10 Octobre	1, 800	0, 474	0, 142	2, 416	2, 180	0, 710	
2 Novembre	3, 017	0, 305	0, 220	3, 542	1, 789	0, 745	
3 Novembre	2, 293	0, 342	0, 148	2, 783	0, 109	0, 192	
18 Décembre	0, 657	0, 051	0, 182	0, 890	0, 148	0, 200	

Dans la première partie, ces nombres sont rapportés à mille feuilles ;

Dans la deuxième partie, à 100 gr. de substance sèche.

On peut conclure des résultats réunis dans le tableau précédent :

1° Que le poids de 1000 feuilles de *Fagus* est en décroissance continue de Juin à Décembre. Cette simple constatation a son impor-

tance ; elle nous permet déjà d'affirmer la disparition graduelle des principes minéraux ou organiques des feuilles.

2° Les sucres réducteurs présentent un maximum relatif en Septembre puis diminuent rapidement et, dans l'espace de quelques semaines, tombent aux $\frac{2}{3}$ de ce qu'ils étaient auparavant. Le 2 Novembre la courbe se relève brusquement ; les feuilles contiennent à ce moment le maximum absolu de sucres réducteurs. Ce fait est expliqué par les basses températures qui se sont produites pendant les quatre ou cinq nuits qui ont précédé la récolte des feuilles et pendant lesquelles le thermomètre est descendu à -1° et même à -2° centigrades. Quoi qu'il en soit, notons ce fait, *que les feuilles jaunes de Fagus sont alors gorgées de sucres et présentent leur teneur maxima en hydrates de carbones à petite molécule*. Ce sucre disparaît ensuite peu à peu à mesure que la feuille traverse des stades de dépérissement de plus en plus avancés. Dans les feuilles brunes, le $\frac{1}{4}$ des sucres réducteurs a déjà disparu. Cette élimination ne fait que s'accélérer dans la suite puisque, dans les feuilles tombées en Octobre, laissées en plein air d'Octobre à Décembre et analysées en Décembre, il ne reste plus que le $\frac{1}{6}$ des sucres réducteurs.

3° Quant aux sucres non réducteurs, leur diminution est graduelle et continue de Juin à Décembre. De Juin à Septembre leur diminution est à peine visible ; mais à partir de Septembre elle va en s'accéléralant de telle sorte qu'en Novembre la proportion de ces sucres est déjà tombée au $\frac{1}{3}$ de sa valeur primitive ; en Décembre les sucres non réducteurs ne représentent plus que le $\frac{1}{20}$ de ce qu'ils étaient en Juin ou Septembre et le $\frac{1}{9}$ environ de la teneur des feuilles de Novembre. Ces sucres atteignent donc leur maximum dans les feuilles vertes, diminuent rapidement jusqu'au moment du jaunissement, restent en proportion à peu près constante pendant que les feuilles brunissent et enfin disparaissent très rapidement lorsque les feuilles sont tombées.

4° La teneur des feuilles en glucosides est à son maximum pendant la période Septembre-Octobre ; à partir de ce moment la somme des composés glucosidiques diminue rapidement et, dans les feuilles brunes, il n'en existe plus que le $\frac{1}{18}$ de ce que contenaient les feuilles jaunes. A partir de ce stade les composés glucosidiques ne semblent pas diminuer sensiblement.

Donc : maximum des glucosides dans les feuilles vertes ; diminution très appréciable dans les feuilles jaunes ; différence énorme au point de vue de la teneur en glucosides entre les feuilles jaunes et les feuilles brunes.

5° On remarquera que les feuilles ne contiennent que de petites quantités de dextrine ; en pleine végétation, c'est-à-dire de Juin à Septembre, la somme des dextrines reste sensiblement constante. En Octobre elle est déjà le double de ce qu'elle était en Septembre. La teneur en dextrines s'élève encore et atteint son maximum en Novembre, dans les feuilles jaunes, avec une valeur triple environ de ce qu'elle était en Septembre ; elle diminue ensuite dans les feuilles brunes, mais à ce moment les feuilles contiennent encore une quantité de dextrines double environ de celle qui se trouvait dans les feuilles vertes. Ce fait doit tenir sans doute à la destruction rapide de l'amidon des feuilles à la fin de l'automne, sous l'influence des basses températures.

6° L'amidon suit exactement la même loi que les sucres non réducteurs ; ce fait n'a rien de surprenant puisque les disaccharides et trisaccharides représentent les premiers stades de condensation des monoses, la première phase de la mise en réserve, et peuvent par suite, dans une certaine mesure, être considérés comme des dépôts nutritifs. La teneur en amidon reste à peu près constante de Juin à Septembre ; elle diminue déjà très sensiblement de Septembre à Octobre ; cette diminution se continue ensuite ; mais tandis qu'elle est à peine sensible d'Octobre à Novembre, elle s'accélère très rapidement dans le courant de Novembre, tombe à une valeur qui paraît rester constante et qui n'est guère que le $\frac{1}{5}$ de la valeur maxima. La teneur en amidon est donc maxima dans les feuilles vertes, un peu plus faible dans les feuilles jaunes ; mais tandis que la différence entre les quantités d'amidon des feuilles vertes et jaunes est à peine sensible, elle est considérable au contraire entre les feuilles jaunes et les feuilles brunes, qui en renferment à peine le $\frac{1}{4}$ de ce que contiennent les feuilles jaunes.

7° Enfin, si nous effectuons la somme des hydrates de carbone solubles, nous voyons qu'ils atteignent leur maximum en Septembre. Ce fait tient à la présence considérable des glucosides, qui présentent justement leur maximum en Septembre et donnent par conséquent

le signe de leur variation à la somme des corps hydrocarbonés. La diminution des hydrates de carbone solubles s'accroît dans les feuilles vertes plus âgées ; mais dans les feuilles jaunes il se produit une hausse rapide, si bien que cette teneur est très voisine de celle des feuilles de Juin. Cette hausse rapide est de courte durée, la somme de ces hydrates de carbone diminue ensuite rapidement ; dans les feuilles brunes de Novembre, elle n'est déjà plus que la moitié de celle des feuilles jaunes et dans les limbes exposés aux intempéries, il n'en reste plus, fin Décembre, que le $1/6$.

CHAPITRE II

FEUILLES D'*AMPELOPSIS HEDERACEA*

Les récoltes ont été faites sur un *Ampelopsis* recouvrant une vérandah fortement éclairée.

Récolte du 29 Septembre — L'anthocyane apparaît en grande quantité ; certaines feuilles, peu nombreuses, sont encore vertes ; quelques-unes sont brunes, mais les feuilles rouges prédominent.

Récolte du 20 Octobre — Les feuilles commencent à tomber. J'ai choisi des feuilles venant de tomber et fortement colorées en rouge.

Le tableau n° II résume les analyses, avec les deux parties précédemment indiquées.

TABLEAU II
FEUILLES D'AMPELOPSIS HEDERACEA

DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES					Glucosides	SUCRES INSOLUBLES			TOTAL DES SUCRES INSOLUBLES	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES ET INSOL.	POIDS SEC DE 1000 folioles
	Réducteurs	Non Réduct.	Non dédou- blés par l'invertine	Hextrines	SUCRES SOLUBLES		AMIDON	Amylodés	Hémipol- ysés			
10 Juillet. <i>f. vertes</i>	1,565	1,875	0	0,150	3,580	14,500	0	3,430	2,030	5,460	23,540	90,940
15 Juillet. <i>f. vertes.</i>	1,950	2,012	0	0,125	4,087	13,250	0	3,300	1,967	5,267	22,604	91,000
29 Sept ^{emb.} } <i>f. vertes.</i> } <i>f. rouges.</i> 20 Octobre } <i>f. brunes.</i>	2,375	2,045	0	0,125	4,545	13,640	0	1,935	1,265	3,200	21,385	88,740
20 Octobre <i>f. rouges.</i>	1,405	0,607	0	0,100	1,842	10,200	0	1,595	1,210	2,805	11,817	72,500

II. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GR. DE SUBSTANCE SÈCHE											
10 Juillet	1,720	2,264	0	0,165	3,946	15,944	0	3,770	2,238	6,008	25,893
15 Septembre	2,442	2,214	0	0,137	4,490	14,560	0	3,626	2,161	5,787	21,837
29 Septembre	2,676	2,304	0	0,140	5,120	15,372	0	2,180	1,428	3,608	24,100
20 Octobre	1,524	0,837	0	0,137	2,498	14,068	0	2,200	1,670	3,870	20,436

Mêmes considérations pour le poids sec des feuilles d'*Ampelopsis* que pour celui des feuilles de *Fagus*; la diminution est graduelle et continue de Juillet à Octobre.

2° Les sucres réducteurs augmentent progressivement de Juillet à la fin Septembre, époque à laquelle ils atteignent leur maximum. Ce maximum correspond précisément au début de la coloration rouge des feuilles d'*Ampelopsis*; les sucres réducteurs diminuent ensuite et le 20 Octobre les feuilles n'en renferment guère que la moitié de la quantité qu'elles contenaient à la fin de Septembre; les feuilles viennent alors de tomber et sont complètement rouges.

3° Les sucres non réducteurs suivent, dans les feuilles d'*Ampelopsis*, la même loi que les sucres réducteurs. Augmentation graduelle et très sensible de Juillet à fin Septembre, époque à laquelle les feuilles commencent à rougir; puis les sucres tombent rapidement dans l'espace de 20 jours au 1/3 environ de leur valeur maxima; les feuilles sont alors fortement rouges et viennent de tomber.

4° Nous pouvons répéter pour les glucosides exactement ce que nous avons dit pour les sucres: augmentation progressive et appréciable de Juillet à fin Septembre, époque à laquelle le pigment rouge commence à apparaître, puis diminution rapide des composés glucosidiques qui tombent à la moitié environ de leur valeur dans l'espace de quelques jours, dans les feuilles rouges venant de se détacher. Par suite, pour les feuilles d'*Ampelopsis*, les sucres réducteurs, non réducteurs, les glucosides, suivent exactement la même loi.

5° Les dextrines diminuent d'une façon continue de Juillet à Octobre. A ce moment, les feuilles rouges tombées n'en renferment guère que les 2/3 de la quantité contenue dans les feuilles vertes de Juillet.

6° Dans aucun des lots de feuilles analysés, l'analyse n'a permis de mettre en évidence la présence de quantités appréciables d'amidon.

7° Les substances amyloïdes subissent une diminution rapide et continué de Juillet à Octobre. D'abord insensible, la disparition des amyloïdes s'accélère ensuite rapidement et du 15 au 29 Septembre ces composés tombent à la moitié environ de la quantité primitive;

la diminution continue dans la suite, mais se ralentit beaucoup. Cette période de digestion rapide des amyloïdes précède immédiatement le rougissement des feuilles.

Mêmes considérations pour les celluloses plus condensées.

TABLEAU III
FEUILLES DE *BETULA ALBA*

I. — RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 1000 FEUILLES

DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES				TOTAL DES SUCRES SOLUBLES	glu- cosides	SUCRES INSOLUBLES			TOTAL DES SUCRES SOLUBLES ET INSOL.	POIDS SEC DE 1000 FEUILLES
	Réducteurs	Non réduct.	Non dédou- blés par l'invertine	Dextrines			AMIDON	Amylodés	HEMI-EL- LULOSES		
9 Mai. <i>f. vertes.</i>	1,810	0,830	0	0,231	2,871	6,187	0,290	1,045	1,619	2,984	14,875
11 Septemb. <i>f. vertes.</i>	3,600	1,310	0	0,310	5,220	10,480	0,398	2,716	1,800	4,914	20,614
28 Octobre. <i>f. jaunes.</i>	3,705	1,244	0	0,166	5,175	7,906	traces	2,800	1,868	4,668	17,749
30 Octob. <i>f. tombées.</i>	2,750	1,120	0	0,130	3,000	6,680	0	2,600	2,372	4,972	15,652
											64,400

II. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GR. DE SUBSTANCE SÈCHE

9 Mai. <i>f. vertes.</i>	4,033	1,849	0	0,511	6,396	13,790	0,646	2,328	3,670	6,644	26,830
11 Septemb. <i>f. vertes.</i>	3,750	1,364	0	0,323	5,437	10,930	0,416	2,832	1,870	5,418	21,485
28 Octobre. <i>f. jaunes.</i>	4,973	1,643	0	0,220	6,836	10,440	traces	3,700	2,460	6,160	23,436
30 Octob. <i>f. tombées.</i>	4,270	1,739	0	0,202	6,211	10,300	0	4,030	3,700	7,730	24,241

CHAPITRE III

FEUILLES DE *BETULA ALBA*

Les analyses ont porté :

- 1° sur des jeunes feuilles ;
- 2° sur des feuilles vertes de Septembre ;
- 3° sur des feuilles jaunes ;
- 4° sur des feuilles tombées ayant éprouvé l'influence des premières gelées.

Le tableau III résume les résultats obtenus.

On en peut tirer les indications suivantes :

1° Le poids sec des feuilles de *Betula*, très faible dans les jeunes feuilles qui sont entièrement gorgées d'eau, augmente de façon très sensible jusqu'en Septembre, époque à laquelle il est plus du double de ce qu'il était en Mai ; puis, comme pour les feuilles de *Fagus* et d'*Ampelopsis* que nous avons déjà étudiées, le poids sec diminue graduellement et, dans les feuilles tombées, il n'est plus guère que les $\frac{2}{3}$ de ce qu'il était en Septembre.

2° Les sucres réducteurs, de Mai à Octobre, augmentent du simple au double ; ils présentent leur maximum fin Octobre, dans les feuilles jaunes qui se trouvent ainsi être plus riches en sucres réducteurs que les feuilles vertes. Ce maximum ne persiste pas longtemps et, dans l'espace de quelques jours, le $\frac{1}{3}$ des sucres réducteurs disparaît, de sorte que les feuilles tombées en contiennent beaucoup moins que les feuilles jaunes.

3° Il en est de même des sucres non réducteurs qui présentent leur maximum en Septembre dans les feuilles vertes et diminuent ensuite graduellement.

4° Le maximum des glucosides coïncide avec le maximum des sucres réducteurs ; leur diminution est ensuite très rapide de Septembre à fin Octobre et l'épuisement se continue même après la

chute, les feuilles tombées étant plus appauvries en principes glucosidiques que les feuilles jaunes.

5° Quant aux dextrines, elles sont au maximum en Septembre et suivent le même sort que les glocosides.

6° L'amidon existe en quantités appréciables dans les feuilles vertes de la fin de l'été, à l'état de traces seulement dans les feuilles jaunes et, dans les feuilles brunes, l'analyse n'en décèle plus aucune trace. Cette brusque disparition du polysaccharide en Octobre est certainement en relation avec les basses températures d'automne.

7° Quant aux celluloses, il y a une distinction à faire entre les substances amyloïdes et les celluloses proprement dites. Tandis que les amyloïdes présentent leur maximum en Octobre, dans les feuilles jaunes, les celluloses plus condensées paraissent suivre une autre loi. Le tableau précédent montre que ces dernières augmentent d'une façon continue jusqu'au moment de la chute des feuilles. Les feuilles tombées présentent par suite une teneur maximum en ces polysaccharides.

CHAPITRE IV

COMPARAISON DES INDICATIONS OBTENUES EN RAPPORTANT LES RÉSULTATS D'UNE PART A 1000 FEUILLES D'AUTRE PART A 100 GR. DE POIDS SEC

Si on considère les résultats des analyses rapportés, non plus à un nombre déterminé de feuilles, mais à 100 gr. de poids sec, c'est-à-dire la deuxième partie de chacun des tableaux I, II, III, on remarque que les indications que l'on peut en tirer sont sensiblement différentes de celles que nous avons déduites de l'examen des résultats rapportés à un nombre connu de feuilles. Comparons tout d'abord, dans le tableau I, les première et deuxième parties. Les lois de variations ne se trouvent pas dans le même sens dans plusieurs cas.

Certaines égalités sont détruites, les maxima sont déplacés. Soit par exemple la variation de l'amidon ; elle serait d'après la deuxième partie du tableau I : maximum en Septembre, diminution en Octobre dans les feuilles encore vertes, *légère hausse de la substance amylicée dans les feuilles jaunes*. Le maximum absolu de l'amidon en Septembre nous surprend déjà ; les conditions de formation des sucres et de leur mise en réserve par condensation commencent à devenir défecueuses par suite de l'abaissement de température et d'une diminution considérable de l'intensité lumineuse ; de toute façon les conditions de mise en réserve sont bien moins favorables en Septembre qu'en Juin.

Mais le maximum relatif de l'amidon dans les feuilles jaunes qui ont supporté des températures relativement basses est en contradiction flagrante avec le fait bien connu et maintes fois constaté de la dissolution de l'amidon sous l'influence du froid, et ne peut par suite être accepté.

Au point de vue du problème qui nous occupe, comme l'ont déjà

fait remarquer Wehmer et R. Combes, les résultats obtenus en fonction d'un nombre déterminé de feuilles sont de beaucoup les plus intéressants et font loi. Ceux qu'on pourrait obtenir en fonction de 100 gr. de substance sèche ne nous renseignent nullement sur la teneur absolue des feuilles en leurs divers hydrates de carbone, aux époques considérées; ils nous donnent seulement les proportions des divers hydrocarbonés par rapport à la somme de toutes les autres substances qui y sont contenues à ce moment. Un exemple fera immédiatement comprendre la différence essentielle qui existe au point de vue des résultats entre les deux sortes de tableaux et nous montrera l'importance de l'erreur signalée par Wehmer et R. Combes.

On sait qu'à la fin de la végétation, les feuilles s'enrichissent en produits divers d'oxydation, surtout en oxalate de chaux. Les feuilles riches en cristallisations de cette nature présenteront, toutes choses égales d'ailleurs, un poids sec plus élevé que celles qui en seront plus ou moins dépourvues; elles pourront avoir une teneur identique en sucres et cependant, le seul fait d'une plus ou moins grande abondance d'inclusions cristallines d'oxalate de chaux, se traduira dans les résultats calculés en fonction de la substance sèche, par une diminution des sucres.

Pour toutes ces raisons, je n'insisterai pas davantage sur les résultats que je viens d'exposer et qui sont exprimés en fonction de 100 gr. de poids sec et mes conclusions porteront exclusivement sur les résultats exprimés en fonction de 1000 feuilles.

CHAPITRE V

INFLUENCE DES PRÉCIPITATIONS ATMOSPHÉRIQUES

On a vu au début de ce mémoire que Wehmer d'abord, puis Tucker et Tollens, admettent la possibilité d'entraînement des matières minérales des feuilles, sur la fin de la végétation, par les précipitations atmosphériques, sans toutefois bien préciser. Raoul Combes émet l'opinion que les agents atmosphériques doivent jouer un rôle dans l'évacuation des substances solubles des feuilles et, en particulier, dans l'élimination des principes hydrocarbonés.

Si les eaux de pluie, de rosée etc. en passant sur les feuilles peuvent entraîner des substances solubles contenues dans celles-ci, il s'ensuit :

1° Que sur la fin de la végétation, les eaux de lavage des feuilles, et provenant de la pluie, de la neige ou de la rosée, doivent contenir des substances solubles enlevées aux feuilles et en particulier des sucres.

2° Les feuilles exposées aux intempéries doivent être moins riches en substances solubles et par suite en hydrates de carbone à petite molécule, que des feuilles analogues soustraites au contact de l'eau météorique.

Ce sont ces deux hypothèses que je me suis proposé de vérifier.

Dispositif adopté. — Dans ce but, des châssis vitrés ont été disposés de façon à former un abri étanche pour une branche de *Fagus* adhérente à l'arbre. Les dates de mise sous châssis sont indiquées dans le tableau IV qui donne le résultat des analyses. Audessous de l'abri étaient placées des cuvettes soigneusement lavées à l'acide chlorhydrique, à l'acide chromique et à l'eau distillée, destinées à recueillir l'eau de rosée. L'abri ayant bien fonctionné au moins dans la deuxième expérience, les cuvettes contiennent toutes

un peu d'eau qui provient de la rosée condensée sur les feuilles. L'eau condensée, en s'écoulant, a pu entraîner des substances dissoutes. Les cuvettes ont été lavées deux fois à l'eau distillée froide, les liquides ont été recueillis et filtrés.

1° Recherche des sucres dans les eaux de rosée. — Si la rosée des feuilles a entraîné des sucres nous devons retrouver ces derniers dans le liquide précédent.

Le liquide obtenu, environ 2 litres, est versé dans un ballon et concentré dans le vide à une température aussi basse que possible, jusqu'à un volume d'environ 40 cm³. Le résidu de distillation est ramené exactement à 40 cm³ par son complément d'eau distillée. 20 cm³ prélevés sont dosés suivant la méthode de G. Bertrand. Le nombre obtenu, multiplié par deux, représente la somme des sucres réducteurs contenus dans l'eau de rosée.

Les 20 cm³ restant sont additionnés de quelques cm³ d'invertine préparée suivant le procédé Bourquelot, laissés 4 jours à l'étuve à 56°, puis ramenés à 40 cm³; 20 cm³ sont prélevés et dosés. Le nombre obtenu, multiplié par 4, représente la somme des sucres réducteurs et non réducteurs entraînés par les eaux de rosée. Par différence, on obtient la quantité de sucres non réducteurs correspondante.

Les 20 cm³ laissés de côté sont additionnés de 0^{cm3}, 4 d'acide sulfurique à 20 %, et placés à l'autoclave pendant 60 min. à 120°. Le liquide d'hydrolyse neutralisé, ramené à 20 cm³ par son complément d'eau distillée, est dosé. Le nombre obtenu multiplié par 4 représente la somme des sucres réducteurs, non réducteurs, glucosidiques ou provenant des dextrines, que la rosée a pu entraîner. Par soustraction il est donc facile de faire la part qui revient aux deux dernières de ces substances prises ensemble.

Résultats de l'analyse :

Sucres réducteurs	15 mmgr.
Sucres non réducteurs	?
Glucosides + dextrines	traces

L'entraînement des sucres par les précipitations atmosphériques est donc un fait établi.

2° Analyse des feuilles abritées de *Fagus*. — Cette analyse a

été effectuée simultanément avec les divers lots de feuilles de *Fagus* déjà étudiés et restés à l'air libre.

L'analyse comparée :

des feuilles de *Fagus* abritées

des feuilles de *Fagus* restées à l'air libre

et fixées en même temps, nous permettra d'établir le rôle des précipitations atmosphériques dans l'évacuation automnale. Les tableaux suivants donnent les résultats des analyses rapportés à 1000 feuilles et à 100 gr. de substance sèche et qui ont porté :

a) Sur des feuilles de *Fagus* placées à l'air libre, dans les conditions naturelles de végétation et par conséquent soumises aux intempéries.

b) Sur des feuilles abritées du même arbre et placées dans les mêmes conditions que les précédentes, mais soustraites à l'influence des agents atmosphériques. Les résultats obtenus sont les suivants :

TABLEAU IV

FEUILLES ABRITÉES ET NON ABRITÉES DE *FAGUS SILVATICA*

RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GR., RAPPORTÉS A 1000 FEUILLES						
DATES DE RÉCOLTE DES FEUILLES	POIDS SEC TOTAL en grammes	SUCRES RÉDUCT ^{rs}	SUCRES NON RÉDUCT ^{rs}	GLUCOSIDES	DEXTRINES	AMIDON
10 Octob. \ <i>f. abritées.</i>	112,7	3,535	0,933	3,893	0,200	—
<i>f. vertes</i> / <i>f. non abrit.</i>	105,5	1,900	0,500	2,300	0,150	0,750
3 Nove ^{mb.} \ <i>f. abritées</i>	99,7	2,884	0,230	0,653	0,300	0,330
<i>f. brunes.</i> / <i>f. non abrit.</i>	91,1	2,087	0,312	0,100	0,135	0,175
18 Décembre \ <i>f. abritées.</i>	91,9	0,680	0,110	0,133	0,102	0,184
<i>f. tombées</i> / <i>f. non abrit.</i>	87,5	0,575	0,045	0,130	0,170	0,175
en Octobre						

1° Le poids sec des feuilles abritées est toujours supérieur à celui des feuilles non abritées. L'entraînement des substances minérales ou organiques par les agents atmosphériques est donc indiscutable

TABLEAU IV bis.
FEUILLES DE *FAGUS* ABRITÉES ET NON ABRITÉES

RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GR., RAPPORTÉS A 100 GR. DE SUBSTANCE SÈCHE					
DATES DE RÉCOLTE DES FEUILLES	SUCRES Réducteurs	SUCRES non réduct.	Glucosides	DEXTRINES	AMIDON
10 Octobre { <i>f. abritées.</i>	3, 136	0, 827	3, 446	0, 177	—
{ <i>f. non abritées.</i>	1, 800	0, 474	2, 180	0, 147	0, 710
3 Novem ^{bre} { <i>f. abritées.</i>	2, 892	0, 230	0, 650	0, 300	0, 330
{ <i>f. non abritées.</i>	2, 293	0, 342	0, 109	0, 148	0, 192
18 Décem ^{bres} { <i>f. abritées.</i>	0, 740	0, 120	0, 144	0, 110	0, 200
{ <i>f. non abritées.</i>	0, 657	0, 051	0, 148	0, 182	0, 200

2° La considération globale des hydrates de carbone est non moins caractéristique : sucres réducteurs, sucres non réducteurs, glucosides, se rencontrent toujours en plus grande abondance dans les feuilles abritées ; les dextrines suivent la même loi ; cependant, il se produit une légère hausse en ces dernières dans les feuilles non abritées de Décembre.

3° L'amidon subsiste toujours, mais les différences sont du même ordre que celles des hydrates de carbone solubles.

Les agents atmosphériques ont donc un rôle indiscutable dans l'élimination des principes solubles et en particulier des hydrates de carbone ; mais d'autres causes concourent également à l'évacuation des substances contenues dans les feuilles. Si le départ des principes solubles était le seul effet des agents atmosphériques, les feuilles cueillies en Octobre, fixées seulement en Décembre, devraient contenir exactement la même quantité d'hydrates de carbone que des feuilles identiques récoltées en même temps, mais fixées aussitôt après leur récolte. Or il n'en est rien. L'analyse comparée des feuilles cueillies et fixées en Octobre et des feuilles cueillies en même temps, mises à l'abri, mais fixées seulement en Décembre, montre des différences énormes au point de vue de la richesse de ces feuilles en hydrates de carbone solubles et insolubles. Chez les feuilles cueillies en Octobre, abritées, et fixées en Décembre, les 2/3 des sucres ont

disparu. Les agents atmosphériques n'ont aucune part dans cette élimination qui est cependant parfaitement nette.

Les résultats du tableau IV présentent donc un grand intérêt et mettent nettement en évidence :

1° *l'action d'épuisement des précipitations atmosphériques.*

2° *la disparition des sucres dans les feuilles détachées des arbres.*

CHAPITRE VI

RÉSUMÉ DES RÉSULTATS

En résumé, les feuilles sur lesquelles ont porté les analyses indiquent une diminution générale des hydrates de carbone solubles ou insolubles à la fin de la végétation.

1° Les feuilles de *Fagus silvatica*, d'*Ampelopsis hederacea*, de *Betula alba*, après avoir atteint un poids sec maximum vers Août-Septembre, perdent ensuite de leur poids sec jusqu'au moment de leur chute et cette diminution se continue même après la chute de ces organes.

2° Les feuilles de *Fagus*, de *Betula*, présentent leur teneur maximum en sucres réducteurs dans les feuilles jaunes ; les feuilles d'*Ampelopsis* présentent ce même maximum à l'époque qui précède immédiatement le rougissement des feuilles et qui est l'homologue du stade de jaunissement des feuilles ordinaires. Dans les deux cas, les sucres disparaissent ensuite rapidement.

3° Les sucres non réducteurs ne paraissent pas suivre une loi aussi générale ; ils présentent leur maximum dans les feuilles vertes chez le *Fagus* et le *Betula*. Quant à l'*Ampelopsis*, la teneur en sucres non réducteurs est maxima à l'époque qui précède immédiatement le rougissement. Ces sucres disparaissent ensuite graduellement dans les feuilles plus âgées.

4° Les glucosides suivent exactement la même loi que les sucres non réducteurs ; la teneur maxima en ces principes immédiats est réalisée dans les feuilles vertes, sauf pour l'*Ampelopsis* où le maximum a lieu dans la période qui précède immédiatement le rougissement.

5° Les résultats obtenus en ce qui concerne les dextrines ne permettent pas d'établir une loi générale des variations de ces substances. Tandis qu'elles présentent leur maximum dans les feuilles jaunes chez le *Fagus*, elles atteignent leur maximum dans les feuilles vertes de *Betula* et d'*Ampelopsis*. Elles diminuent ensuite et peuvent même disparaître dans les feuilles plus âgées.

6° L'amidon, quand il existe, est toujours au maximum dans les feuilles vertes. Il diminue ensuite graduellement. Les feuilles jaunes de *Betula* n'en présentent déjà plus que des traces. Les feuilles « mortes » de *Fagus* en contiennent des quantités qui sont loin d'être négligeables et ce polysaccharide persiste jusqu'au dessèchement complet de la feuille, (feuilles conservées jusqu'en Décembre).

7° Les amyloïdes se comportent différemment dans les feuilles de *Betula* et d'*Ampelopsis*. Ils sont au maximum dans les feuilles jaunes de *Betula* ; le maximum est réalisé dans les feuilles vertes d'*Ampelopsis*. Si l'on rapproche ce fait de la présence de l'amidon dans les feuilles de *Betula* et l'absence de ce polysaccharide dans les feuilles d'*Ampelopsis*, on peut admettre que chez ce dernier les amyloïdes représentent les matières de réserve figurées dans le *Betula* par l'amidon.

8° Les celluloses diminuent constamment dans les feuilles d'*Ampelopsis*, depuis le stade vert. C'est l'inverse dans les feuilles de *Betula* ; ces principes hydrocarbonés paraissent atteindre leur maximum dans les feuilles tombées.

9° Le départ des principes hydrocarbonés se continue dans les feuilles détachées des arbres par suite de la respiration de ces organes, et cela jusqu'au dessèchement complet de la feuille.

10° Les feuilles abritées sont toujours plus riches en hydrates de carbone que les feuilles correspondantes exposées aux précipitations atmosphériques. Ces dernières peuvent entraîner des hydrates de carbone solubles comme le montre la présence des sucres dans l'eau de rosée.

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Au début de ce mémoire, on a vu que Sachs admettait que les principes minéraux qui sont précieux pour les plantes, l'acide phosphorique et la potasse notamment, émigrent avec l'amidon et les corps protoplasmiques, vers les organes vivaces ; au moment de leur chute, les feuilles ne consistent donc plus qu'en un échafaudage de membranes cellulaires dont les cavités ne renferment que des produits secondaires devenus sans utilité pour la plante. » (1)

Cette hypothèse, devenue classique, a été remise en question dans ces derniers vingt ans par Wehmer, puis par Tucker et Tollens qui s'élèvent contre la migration des matières minérales des feuilles ou, tout au moins, admettent l'intervention des agents atmosphériques. R. Combes admet aussi la possibilité d'élimination des hydrates de carbone solubles par les précipitations atmosphériques. D'ailleurs ces physiologistes, sans rejeter complètement l'hypothèse de Sachs, faute de faits précis, émettent l'opinion que l'évacuation automnale des principes minéraux et organiques des feuilles pourrait certainement recevoir une explication en dehors de la théorie par trop finaliste du retour vers les parties vivaces.

Il résulte de mes recherches qu'il y a effectivement, dans les feuilles des arbres, à la fin de la période végétative, départ des hydrates de carbone contenus dans les feuilles. La diminution graduelle du poids sec constatée, pour les feuilles de *Fagus*, d'*Ampelopsis*, de *Betula*, est déjà significative et il y a tout lieu de croire que c'est là un fait général. Les feuilles caduques s'appauvrissent donc en matières minérales ou organiques dès le mois de Septembre, sur la fin de la végétation. Si maintenant nous entrons dans les détails, nous voyons que c'est un fait général pour tous les hydrocarbonés. Les sucres, quel que soit leur degré de condensation et de solubilité, prennent part au mouvement. L'évacuation automnale des feuilles caduques est donc parfaitement établie et nous pouvons dire :

Que les feuilles, à la fin de la végétation et même après leur chute, deviennent de plus en plus pauvres en hydrates de carbone.

(1) SACHS. *Traité de Botanique* ; traduction française de la 3^{me} éd. par Ph. Van Tieghem ; p. 831.

La vie de la feuille caduque présente donc, au point de vue des hydrocarbonés, les variations suivantes :

1° Accroissement en hydrates de carbone depuis l'éclosion des bourgeons jusqu'en Septembre.

2° Maximum en Septembre.

3° Diminution graduelle des hydrates de carbone jusqu'à la décomposition complète.

Quelle est exactement l'époque de ce maximum ? Le maximum des sucres réducteurs coïncide justement avec le jaunissement des feuilles ; c'est là un fait à retenir ; c'est au moment où la feuille commence à dépérir, où ses tissus vivants sont probablement déjà, isolés de la tige par l'assise séparatrice, qu'elle se trouve gorgée de sucres. Le fait est très net pour le *Fagus* et le *Betula*. Les feuilles correspondantes d'*Ampelopsis* présentent aussi le même phénomène, seulement dans ce cas nous n'avons plus affaire à des feuilles jaunes ; la plus grande partie de ces feuilles sont brunes, quelques-unes sont encore vertes, enfin il se rencontre aussi quelques feuilles rouges. Or ces feuilles correspondent au stade qui précède immédiatement la chute et sont, par suite, les homologues des feuilles jaunes de *Fagus* et de *Betula*.

A ce maximum en sucres solubles correspond l'apparition des premières traces d'anthocyane. Ce fait est à rapprocher des conclusions de R. Combes dans son mémoire sur les rapports des pigments anthocyaniques avec les hydrates de carbone. L'opinion de ce physiologiste est que l'anthocyane se constitue de toutes pièces dans les feuilles aux dépens des principes immédiats qui lui sont nécessaires ; comme la nature glucosidique de ce pigment est rigoureusement démontrée, la baisse considérable en sucres, constatée dans le passage des feuilles d'*Ampelopsis* qui commencent à rougir à des feuilles entièrement rouges, s'expliquerait alors par la transformation partielle des sucres réducteurs et non réducteurs en glucosides anthocyaniques.

Il est donc parfaitement établi que les feuilles tombées sont beaucoup plus pauvres en hydrates de carbone que les feuilles jaunes et les feuilles vertes, *mais en contiennent encore des quantités qui sont loin d'être négligeables*. Les feuilles de *Fagus* tombées contiennent non seulement des quantités considérables de substances

hydrocarbonées solubles, mais encore une proportion notable d'amidon ; celles d'*Ampelopsis* et de *Betula* sont encore assez riches en substances amyloïdes et en hémi-celluloses.

Si nous admettons le principe d'utilité ou de non utilité, conséquence immédiate et très souvent employée de l'hypothèse d'émigration, nous sommes amenés à conclure que les dextrines, les sucres réducteurs, qui s'accumulent dans les feuilles avant leur chute et qui sont entraînés avec elles, sont des substances inutiles à la plante considérée.

Il en résulte que le critérium d'utilité, d'inutilité ou de toxicité basé sur l'accumulation ou la persistance de principes immédiats dans les organes caducs des végétaux n'a aucune valeur et peut même entraîner à des déductions complètement fausses. Il est donc à souhaiter qu'un pareil critérium soit entièrement délaissé ou tout au moins n'entre plus en considération pour expliquer le rôle physiologique des principes immédiats chez les végétaux.

On sait depuis les travaux de Tison que dans la généralité des cas et en particulier chez le *Fagus*, la formation de l'assise séparatrice des feuilles a lieu bien avant leur chute. Quoique les renseignements fassent à peu près complètement défaut sur l'époque exacte de la formation de l'assise séparatrice, les faits connus nous portent à croire que, dans les feuilles jaunes, les communications avec les parties vivaces du végétal sont à peu près complètement interrompues. La formation de l'assise subéreuse dans le parenchyme, la sclérification des éléments parenchymateux du tissu vasculaire, la formation de thylls dans les vaisseaux du bois et de cals dans les vaisseaux libériens déjà comprimés par les cellules sclérifiées voisines, doivent rendre les communications très difficiles sinon impossibles avec les rameaux. La feuille, à ce moment, paraît être physiologiquement séparée du végétal qui la porte.

A partir du stade du jaunissement, ces feuilles paraissent se comporter au point de vue des hydrates de carbone exactement de la même façon que celles de Deleano (1). Dans un mémoire tout récent ce physiologiste a montré que dans les feuilles de *Vitis vinifera* détachées de la plante à différentes époques de l'année, la

(1) T. DELEANO. *Studien über den Atmungsstoffwechsel abgeschnittener Laubblätter Jahrbücher für. wiss. Bot.*, Bd. LI, 4912.

respiration se continue longtemps encore. Les expériences de cet auteur dont l'une n'a pas moins de 493 heures de durée, ont montré que ces feuilles consomment tout d'abord les hydrates de carbone du contenu cellulaire ; la membrane cellulosique, elle, reste intacte. Dans cette première période l'amidon disparaît tout d'abord, tandis que les monosaccharides et les disaccharides restent constants ; puis les hydrates de carbone solubles sont brûlés à leur tour. Dès que ces derniers viennent à manquer, la feuille consomme alors les albuminoïdes.

Toutefois si l'hypothèse de l'émigration peut à la rigueur se soutenir tant que la feuille fait corps avec l'arbre, elle ne peut plus expliquer le départ des principes hydrocarbonés dans les feuilles tombées. Il est un fait certain c'est que *l'évacuation des hydrates de carbone se continue même lorsque les feuilles sont détachées de l'arbre*. Il faut donc chercher une autre explication du phénomène.

On sait qu'il y a dans les feuilles formation de composés organiques et émigration de ces composés vers les parties vivaces et les organes reproducteurs. Il est d'autre part d'observation courante que la chlorophylle, sur la fin de la végétation, disparaît graduellement de la feuille ; la synthèse chlorophyllienne diminue donc d'intensité et devient nulle dans les feuilles jaunes où le pigment assimilateur a complètement disparu. Il est possible que dans ces conditions l'émigration des principes immédiats se continue quelques temps encore ; mais il n'y a pas départ complet de tous les principes utiles à la plante et en particulier des sucres, comme il résulte des recherches qui ont été exposées précédemment et établissant la présence de quantités très appréciables de principes hydrocarbonés dans les feuilles tombées. Mes analyses montrent toutefois que la feuille détachée de la plante continue à se vider, ce qui peut s'expliquer de la façon suivante.

On a vu, dans l'exposé des résultats, que la teneur maximum en sucres réducteurs se rencontrait dans les feuilles jaunes. Si on consulte le tableau des températures, on voit que ces feuilles ont supporté des températures assez basses et comprises entre $+ 10^{\circ}$ et $- 2^{\circ}$. Or on sait, depuis les expériences de Müller-Thürgau sur les tubercules de Pomme de terre, les observations de Fischer, de Lidforss sur les arbres et les arbustes, que dans les organes soumis

à un refroidissement oscillant entre 0° et $+6^{\circ}$, l'amidon se transforme en sucres. Dans une série d'analyses que j'ai effectuées dans un autre but, j'ai pu constater la formation de quantités appréciables de sucres réducteurs dans des morceaux de tubercules de Pomme de terre placés dans un milieu dont les températures étaient comprises dans les intervalles suivants :

$$0^{\circ} < t^{\circ} < 1^{\circ}$$

$$1^{\circ} < t^{\circ} < 6^{\circ}$$

Dans ces conditions, l'amidon et peut-être aussi les amyloïdes et les hémicelluloses, subissent une simplification moléculaire aboutissant en dernière analyse à des hydrates de carbone solubles. Ceux-ci seraient alors repris par la respiration qui continuerait la dégradation de la molécule hydrocarbonée jusqu'au stade $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$; une quantité plus ou moins considérable des hydrates de carbone solubles ainsi formés, variable d'ailleurs suivant les conditions météorologiques, serait entraînée par les précipitations atmosphériques, comme le démontrent les analyses comparatives de feuilles abritées de *Fagus* et de feuilles analogues non abritées, et la présence de sucres et de glucosides dans les eaux provenant de la rosée condensée sur les feuilles.

Quant au phénomène d'émigration proprement dit, c'est-à-dire ce courant constant de sève élaborée qui va des feuilles vers les parties vivaces de l'arbre, il est probable qu'il joue un certain rôle au début de l'évacuation automnale. Il est possible qu'il y ait de cette façon au début de l'automne, une migration partielle des hydrates de carbone solubles, mais cette émigration doit être considérée comme la dernière phase d'un phénomène constant pendant la pleine vitalité de la plante qui, sur ses derniers jours, entraînerait vers les parties vivaces plus d'hydrates de carbone solubles que n'en fournit à ce moment la synthèse chlorophyllienne. Ce seraient les derniers reflux de la sève élaborée, mais non, comme on l'avait considéré jusqu'ici, un phénomène spécial à l'automne, une reprise complète et générale de toutes les substances utiles à la plante.

C'est le rôle de l'émigration ainsi entendue que je me propose de déterminer plus loin par des considérations anatomiques, qui permettent de préciser le moment où les communications sont

suspendues entre la feuille et la tige et de voir à quel stade correspond cette rupture des communications dans la variation des hydrates de carbone et la disparition de la chlorophylle.

CHAPITRE VII

MODIFICATIONS ANATOMIQUES

QUI SE PRODUISENT DANS LE PÉTIOLE DES FEUILLES

VERS LA FIN DE LA VÉGÉTATION

INTRODUCTION ET HISTORIQUE

Les modifications anatomiques qui se produisent en automne dans le pétiole des feuilles caduques et déterminent leur chute sont bien connues aujourd'hui depuis les importants travaux de Tison sur la chute des feuilles. On sait que la défoliation est produite par la gélification d'une assise de cellules du coussinet, qui se différencie dans le cours du développement de la feuille, surtout sur la fin de la végétation.

La formation de cette couche séparatrice dont le rôle est essentiel, est généralement accompagnée d'une ligno-subérisation très nette des cellules environnantes et, au maximum de complication, le système séparateur comprend :

1° une lame ligno-subéreuse supérieure perpendiculaire à la direction des faisceaux libéro-ligneux et qui accompagne la feuille dans sa chute ; c'est la lame de cicatrisation du pétiole.

2° une lame ligno-subéreuse inférieure ou de cicatrisation du rameau sensiblement parallèle à la précédente et toujours mieux différenciée.

3° Entre les deux lames subéro-ligneuses, une ou plusieurs assises de cellules dont les parois restent cellulodiques, gélifient leurs cloisons moyennes et provoquent la chute.

Mais ce système séparateur présente des variations importantes et, suivant les espèces considérées :

1° la lame ligno-subéreuse supérieure peut faire totalement défaut ;

2° la lame ligno-subéreuse inférieure peut ne se différencier qu'après la chute de la feuille. Les modifications mentionnées plus

haut, sont-elles localisées au parenchyme cortical ou intéressent-elles le tissu conducteur ? Autrement dit les différentes assises séparatrice et ligno-subéreuses présentent-elles des solutions de continuité ?

D'après Tison, la couche séparatrice se produit à travers « le tissu mou des faisceaux » par le même procédé que dans le parenchyme cortical ; les tubes criblés et les vaisseaux seuls sont brisés au moment de la chute de la feuille.

Lorsque la lame ligno-subéreuse et le liège secondaire sous-jacent « se produisent *avant la chute de la feuille*, ces modifications ne portent à peu près que sur les tissus non libéro-ligneux et respectent toujours en grande partie ces derniers. Ceux-ci ne sont envahis qu'ultérieurement par la ligno-subérisation, puis traversés par le liège » (1).

Et ailleurs le même auteur ajoute : « La scléro-subérisation des cellules existantes n'intéresse ni les tubes criblés qui sont le plus souvent écrasés sous la pression des cellules voisines, ni les vaisseaux. Ces derniers se bouchent soit par de la gomme-blessure, soit par des thylls, le plus souvent par les deux à la fois ; quand *il y a formation de thylls, elle a toujours lieu avant la chute des feuilles*. » Il semblerait donc d'après Tison que les seules modifications réalisées dans le tissu conducteur au moment de la chute, se limiteraient à la présence de thylls dans les vaisseaux du bois et de cals dans les tubes criblés.

Conclusions physiologiques tirées des faits précédents. — En rapprochant ces faits anatomiques des résultats des analyses de feuilles, les physiologistes ont tiré des conclusions ou formulé des hypothèses qui varient avec les auteurs.

Wehmer (2) s'appuyant sur ce fait d'expérience que la diminution des substances contenues dans les feuilles se poursuit dans ces mêmes organes en plein stade de dépérissement et par conséquent à une époque où l'assise séparatrice est parfaitement différenciée, attribue cette diminution à l'entraînement par les agents atmosphériques. A ce moment, la feuille serait physiologiquement séparée du rameau et toute émigration deviendrait impossible.

(1) TISON. *Thèse de doctorat*, Caen 1900, p. 83.

(2) WEHMER. *Loc. cit.*

Stahl (1) ne partage pas cette manière de voir. Se basant sur les conclusions de Tison et en particulier sur ce fait que le tissu parenchymateux du système vasculaire est presque complètement épargné par la cicatrisation, aussi longtemps que la feuille est adhérente à l'arbre, cet auteur considère l'émigration comme possible jusqu'au moment où la feuille se détache, même en supposant le système ligno-subéreux du parenchyme cortical parfaitement imperméable. Cette opinion est partagée par Swart.

Raoul Combes dans le mémoire auquel j'ai fait si souvent allusion, montre que les conclusions de Tison « ne permettent pas de se ranger à l'opinion de Stahl ».

« D'après Tison en effet, la couche séparatrice se forme à la base du pétiole bien avant la chute de la feuille ». Cette assise se produit à travers le tissu mou des faisceaux « et si la sclérosubérisation n'intéresse pas le tissu vasculaire, celui-ci subit néanmoins des modifications importantes : le liber est écrasé et obturé par des cals, le bois est envahi par des thylls ou de la gomme-blessure et cela, avant la chute des feuilles ».

Aussi l'opinion de Raoul Combes est que « contrairement à l'opinion de Stahl, la circulation est rendue fort difficile, sinon impossible, à travers des tissus subérisés, des vaisseaux ligneux obstrués par des thylls, et des tubes libériens bouchés par des cals ».

En terminant, le même physiologiste ajoute :

« Tison donne peu de renseignements sur les relations existant entre les époques d'apparition de ces différentes modifications anatomiques et celles auxquelles se produisent les changements de coloration et la chute des feuilles. Il serait donc intéressant de suivre en même temps ces différents phénomènes et surtout de les étudier parallèlement avec les modifications chimiques dont les feuilles sont le siège (2) ».

Tel est le but que je me suis proposé. Mes observations porteront donc surtout sur le tissu conducteur, l'importance des solutions

(1) STAHL. *Zur Biologie des Chlorophylls; Laubfarbe und Himmelslicht; Vergibung und Etiolement*. Iéna, 1909, p. 139-145.

(2) RAOUL COMBES. *Opinions actuelles sur les phénomènes physiologiques qui accompagnent la chute des feuilles*. *Revue générale de Botanique*, T. XXIII, 1911, pages 161-162.

de continuité que peut présenter le système séparateur et l'état du tissu vasculaire aux différents stades de dépérissement de la feuille.

Connaissant :

1° La couleur de la feuille,

2° Sa teneur en hydrates de carbone,

3° L'état de développement du système de séparation,

on aura des données suffisantes pour tirer quelques conclusions physiologiques intéressantes.

1° *FAGUS SILVATICA*

D'après Tison, l'observation du pétiole d'une feuille caduque *quelques jours avant sa chute*, montre à la base de la feuille une lame ligno-subéreuse parfaitement différenciée.

Il n'est guère possible de tirer de ce qui précède des conclusions physiologiques précises. Tison a surtout étudié le mécanisme de la chute des feuilles et envisage la question à un point de vue purement anatomique.

Ce qu'il importe de connaître ici, c'est l'époque exacte de la formation de l'assise subéreuse et l'état du système vasculaire au moment de la différenciation maxima du tissu de cicatrisation.

Dans ce but j'ai effectué une série d'observations portant sur 3 séries de feuilles, cueillies en même temps que les organes foliaires analysés correspondants.

1° des feuilles vertes 13 septembre

2° des feuilles vertes plus âgées 10 octobre

3° des feuilles jaunes 2 novembre,

ces dernières cueillies quelques jours avant la chute.

13 Septembre. En dehors de la présence de l'assise séparatrice et d'une extrême abondance de sphérîtes d'oxalate de chaux, la base du pétiole ne présente rien de particulier. Le tissu conducteur paraît normal ; cependant, il faut noter l'existence de place en place de dépôts de callose sur les cribles libériens ; mais la présence des cals est purement accidentelle.

Le fonctionnement de la feuille serait donc normal comme l'indique d'autre part l'analyse. La teneur en sucres solubles et insolubles des feuilles de septembre est sensiblement égale à celle des feuilles de juin.

10 Octobre. La lame subéro-ligneuse commence à se différencier dans les angles interne et externe de la base du pétiole,

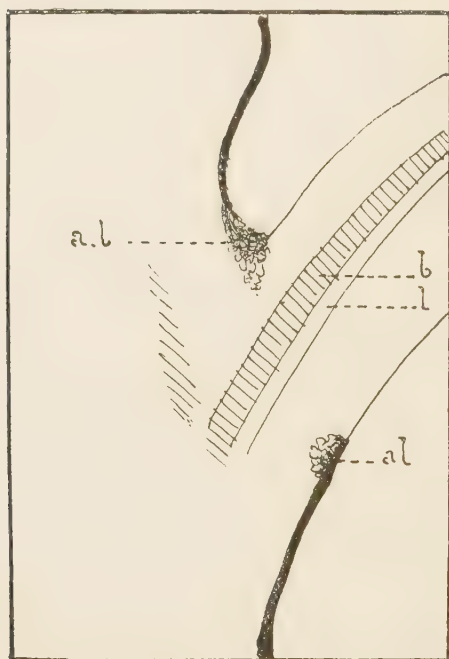


Fig. 1. — al : assise subéro-ligneuse ; b : bois ; l : liber.

sous la forme d'un bourrelet de liège n'intéressant que quelques assises du parenchyme cortical, ainsi que le montre la figure 1.

Le tissu vasculaire présente, lui aussi, d'importantes modifications. Les cribles libériens sont obturés par des dépôts de callose faisant saillie dans l'intérieur des vaisseaux. Les vaisseaux du bois présentent, de place en place, d'abondantes incrustations brunes correspondant vraisemblablement à des dépôts de gomme ligneuse.

On peut donc conclure que les courants de sève brute et nourricière doivent se trouver à cette époque

considérablement ralentis à la suite de l'étranglement du parenchyme cortical, de la présence de callose sur les cribles du liber et de gomme ligneuse dans les vaisseaux du bois. Mais pendant la période 13 Septembre-10 Octobre, la migration a donc été possible, anatomiquement tout au moins ; les mêmes conclusions se dégagent des analyses, les feuilles vertes d'Octobre contenant moins de sucres solubles et insolubles que les feuilles de septembre.

2 Novembre. L'assise ligno-subéreuse supérieure est bien développée et continue à travers le parenchyme cortical ; elle s'arrête, comme on le représente dans la figure 2, au niveau du faisceau libéro-ligneux qui reste intact. L'assise ligno-subéreuse inférieure présente un développement plus considérable, surtout dans l'angle externe, où elle s'enfonce en forme de coin dans le tissu conducteur

libérien, mais s'arrête à une certaine distance du système ligneux ; la fraction du liber qui sépare l'assise ligno-subéreuse du bois, est

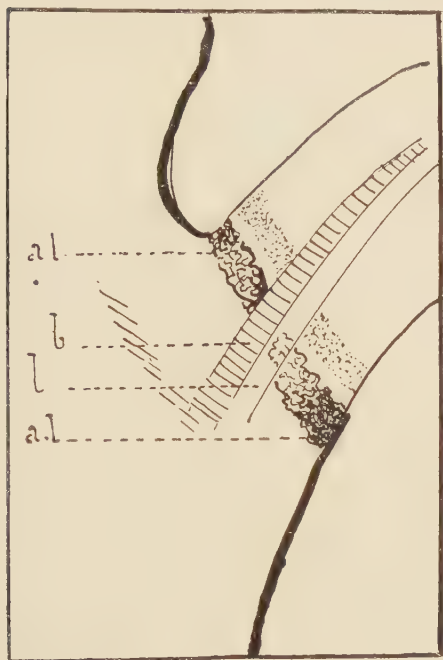


Fig. 2. — al; assise ligno-subéreuse. : b.; bois : l.; liber.

écrasée et présente une légère teinte brune indiquant nettement qu'en face de l'anneau ligno-subéreuse, le liber est lui-même légèrement imprégné de liège. Dans l'angle interne au contraire la ligno-subérisation est peu accentuée et s'arrête à une faible distance du bois, laissant intactes quelques assises de parenchyme cortical. Les modifications signalées dans les vaisseaux du bois et du liber d'Octobre, se retrouvent un peu plus accentuées en Novembre.

Il en résulte donc que, pendant la dernière période d'Octobre à Novembre, la migration s'est considéra-

blement ralentie et est même devenue impossible tout au moins dans le système libérien. Le jaunissement des feuilles s'accompagnant toujours d'une simplification moléculaire des substances organiques contenues dans le parenchyme du limbe, les sucres simples en particulier doivent s'accumuler dans la feuille, résultat confirmé par l'analyse chimique ; les feuilles jaunes des arbres sont toujours plus riches en sucres solubles que les feuilles vertes.

2° AMPELOPSIS HEDERACEA

D'après Tison, la lame ligno-subéreuse placée au-dessous de l'assise séparatrice, présente une épaisseur sensiblement uniforme, une homogénéité et une intensité de lignification sensiblement constantes à travers la base du pétiole. Elle commence à se différencier

vers la fin de Septembre en commençant par le pourtour externe du coussinet et n'est complète que quelques jours avant la défoliation. A ce moment, les vaisseaux sont en majorité obstrués par des thylles développés, avant la chute de la feuille, dans toute la base du pétiole.

Mes observations ont porté sur 3 séries de feuilles :

- | | |
|---|---------------|
| 1° Sur des feuilles vertes | 15 Septembre. |
| 2° Sur des feuilles à moitié rouges | 29 Septembre. |
| 3° Sur des feuilles rouges sur le point de tomber | 20 Octobre. |

15 Septembre : feuilles vertes. L'anneau ligno-subéreux qui enserre la base du pétiole est surtout important face au liber ;

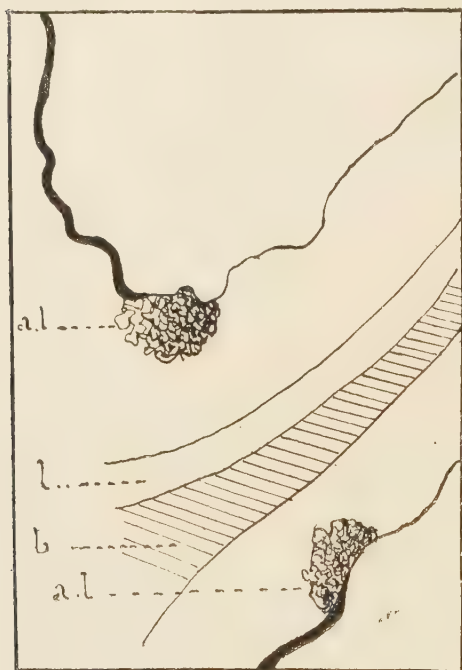


Fig. 3. — al. : Assise subéro-ligneuse ; l. : liber ; b. : bois.

cependant, comme on peut le voir dans la figure 3, il n'atteint pas les tubes criblés et laisse intacts 4 à 5 assises de cellules parenchymateuses. Les thylles apparaissent déjà.

La voie principale de migration de la sève élaborée est donc entièrement libre dans la feuille verte de Septembre, mais la voie secondaire, représentée par le parenchyme cortical, est fort réduite.

L'analyse confirme cette manière de voir et accuse un léger reflux de sucres solubles dans le limbe à la suite de l'étranglement produit

dans la voie de migration.

29 Septembre : Feuilles commençant à rougir. Il s'est produit

une accentuation très nette des caractères précédemment indiqués. L'assise ligno-subéreuse est formée de deux arcs subérisés séparés

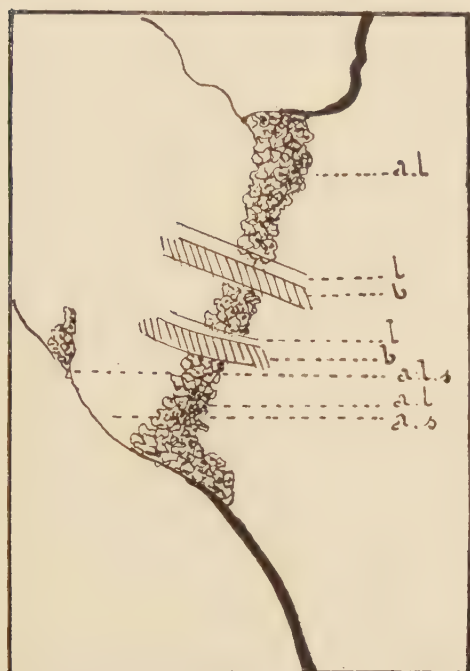


Fig. 4. — al. : Assise ligno-subéreuse ; l. : liber ; b. : bois ; als. : Assise ligno-subéreuse supérieure ; as. : Assise séparatrice.

par le système vasculaire. Cependant une petite épaisseur de liber, que j'ai représentée dans la fig. 4, paraît avoir été respectée, en partie seulement, puisqu'elle présente une légère teinte brune.

Les vaisseaux ligneux sont envahis par des thylls.

La subérisation du parenchyme cortical et du liber, constatée à cette époque, rend la migration des principes solubles impossible. La simplification moléculaire corrélative du jaunissement doit amener un afflux des sucres solubles dans le limbe

des feuilles, conclusion confirmée par l'analyse. D'ailleurs, au point de vue physiologique, qu'il y ait décortication annulaire ou production d'un anneau de liège, le résultat doit être identique et aboutit également :

- 1° à une augmentation de sucres solubles dans le limbe,
- 2° au rougissement des feuilles.

20 Octobre : Feuilles entièrement rouges. Comme l'indique Tison, l'assise ligno-subéreuse ne présente aucune solution de continuité, est parfaitement homogène et d'égale épaisseur. La feuille est donc physiologiquement séparée du rameau depuis la fin de Septembre. L'analyse indique une diminution des sucres solubles par rapport aux feuilles de Septembre à moitié rouges ; une partie

des hydrates de carbone solubles ayant servi à la respiration des

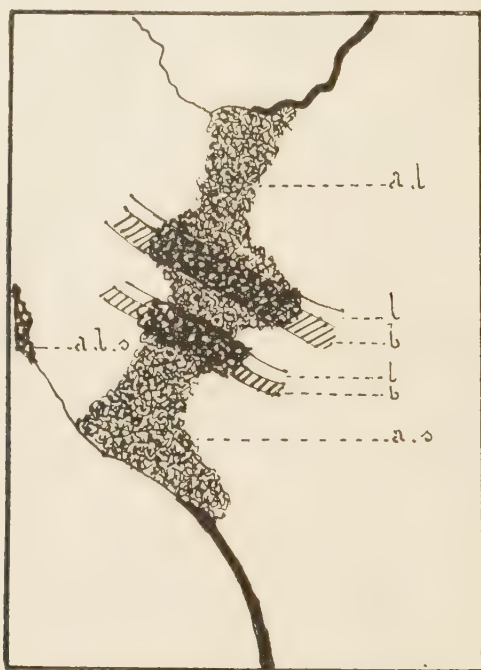


Fig. 5. — al. : Assise subéro-ligneuse ; l. : liber ; b. : bois ; as. : assise séparatrice ; als. : assise subéro-ligneuse supérieure.

tissus, à la formation de l'anthocyane ; cette destruction de sucre n'a pu être compensée :

- 1° par suite de l'absence de chlorophylle,
- 2° et de l'absence de réserve amylacée.

3° *BETULA ALBA*

Les recherches de Tison n'ont pas porté sur cette variété, mais sur une espèce très voisine *Betula pubescens*. L'auteur signale la très grande complexité des tissus cicatriciels du coussinet au moment de la chute, c'est-à-dire quelques jours avant la défoliation. A ce moment la double lame de cicatrisation est parfaitement continue et son épaisseur va en diminuant de l'extérieur vers l'intérieur.

Avant la chute de la feuille et dans toute la base du pétiole, il existe de nombreux thylls dans l'intérieur des vaisseaux du bois et

de la gomme ligneuse au niveau des couches de cicatrisation même au-dessus dans le pétiole.

Mes observations ont porté :

1° sur des feuilles vertes de Septembre (11 Sept.).

2° sur des feuilles jaunes cueillies quelques jours avant leur chute (28 Octobre).

11 Septembre : Feuilles vertes. La lame ligno-subéreuse inférieure



Fig. 6. — als. : Assise subéro-ligneuse supérieure ; as. : assise séparatrice ; ali. : assise libéro-ligneuse inférieure ; l. : liber ; b. : bois.

rieure est nettement accusée, ainsi qu'on peut le voir figure 6; elle n'intéresse que le parenchyme cortical et s'arrête dans l'angle interne à une distance du bois égale à l'épaisseur correspondant à 5 à 6 assises de parenchyme. Elle est surtout bien développée dans l'angle extérieur face au liber. Le tissu vasculaire ne présente rien de particulier. Le parenchyme cortical du pétiole pouvant être considéré comme la voie secondaire de migration des principes organiques élaborés dans les

feuilles, l'obstruction de cette voie doit entraîner une accumulation des sucres solubles de photosynthèse dans le limbe. L'assimilation chlorophyllienne s'effectuant normalement, l'étranglement ligno-subéreux de la base du pétiole doit amener une accumulation de sucres solubles et insolubles dans le limbe, résultat entièrement vérifié par l'analyse.

28 Octobre : Feuilles jaunes. Il s'est produit une accentuation

très nette des caractères précédents. La double lame ligno-subéreuse est continue à travers le système vasculaire (voir figure 7) et présente les caractères indiqués par Tison. La feuille jaune est donc physiologiquement séparée du rameau.

Les sucres solubles provenant de la désintégration moléculaire



Fig. 7. — als. : Assise ligno-subéreuse supérieure;
as. : assise séparatrice; ali. assise subéro-ligneuse inférieure; l. : liber; b. bois.

des réserves ne peuvent plus émigrer et doivent rester dans le limbe. Ces conclusions sont entièrement vérifiées par l'analyse; les feuilles jaunes sont toujours plus riches en sucres réducteurs que les feuilles vertes. L'imperméabilité des lames ligno-subéreuses permet donc d'attribuer à ces productions histologiques automnales un rôle important dans la réduction ou la suppression des courants de migration. Mais d'autres facteurs dont l'influence

est indiscutable, paraissent agir dans le même sens. C'est ainsi qu'André (1), à la suite d'un grand nombre de recherches, a constaté que beaucoup de feuilles, au moment de leur chute, sont encore assez riches en Az et P comme si l'azote ne se trouvait plus à ce moment sous une forme propre à la migration ou comme si les phénomènes d'osmose se ralentissaient au point d'entraver cette migration.

(1) ANDRÉ. *Sur l'élaboration de la matière azotée dans les feuilles des plantes vivaces*. C. R. Ac. Sc., Paris, T. CXLVIII, p. 1685, 1909.

Or il résulte de mes recherches :

1° que la déshydratation progressive des feuilles en automne est un phénomène général.

2° que sur la fin de la végétation il se produit dans les feuilles une simplification moléculaire des hydrates de carbone identique à celle qui a été signalée par Molliard (1) pour les albuminoïdes.

La deuxième hypothèse est seule acceptable. C'est d'ailleurs l'opinion d'André ; la déshydratation progressive subie par les organes végétaux en automne doit nuire vraisemblablement à l'activité des phénomènes osmotiques. L'abaissement de température en réduisant l'activité fonctionnelle du végétal, doit contribuer aussi dans une large mesure au ralentissement de la circulation des liquides dans la plante. C'est ainsi que d'après Mazé (2), à 0°, l'absorption perd instantanément la plus grande partie de son activité. Et comme, d'après Rywosch (3), c'est le courant d'eau qui va des vaisseaux aux cellules chlorophylliennes qui détermine le départ des produits d'assimilation, l'arrêt de l'absorption entraîne fatalement l'arrêt de l'émigration. Toujours d'après le même physiologiste, une transpiration intense provoque une migration plus rapide des substances assimilables et inversement, une diminution dans la transpiration entraînerait un départ moins rapide des produits de photosynthèse. Par conséquent toutes les causes capables de diminuer l'intensité de la transpiration, l'abaissement de température, l'état hygrométrique de l'air, la désintégration chlorophyllienne, ont leur répercussion sur la migration, et même tendance à l'arrêt de la circulation végétale.

Quelle est la part qui revient à chacun de ces facteurs ? Il semble assez difficile de s'en faire une idée exacte. Cependant Tison signale des espèces assez nombreuses où la cicatrisation est postérieure à la défoliation. Comme l'assise séparatrice n'intéresse jamais le tissu vasculaire, le rôle de la lame ligno-subéreuse serait dans ce cas réduit au minimum. Il est vrai que, le plus souvent, il se produit

(1) MOLLIARD. *Loc. cit.*

(2) MAZÉ. *Les échanges nutritifs chez les végétaux. Rôle du protoplasma.* C. R. Ac. Sc., Paris, T. CLIX, pp. 809-811.

(3) RYWOSCH. *Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe.* Bot. Ztg., LXVI pp. 121-129, 1908.

avant la chute de la feuille, une subérisation plus ou moins accentuée des tissus adjacents de l'assise séparatrice, et au-dessus de cette assise. Mais il est probable qu'en l'absence de toute cicatrisation, ce qui est l'exception chez les plantes ligneuses, l'intervention des facteurs externes et la désagrégation chlorophyllienne doivent suffire pour arrêter la migration avant l'épuisement complet des réserves minérales et organiques des tissus foliaires. Des analyses de feuilles ne présentant jamais de formations ligno-subéreuses avant la défoliation et de feuilles marcescentes, permettraient seules de conclure.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

En résumé, on voit d'après les considérations précédentes :

1° Qu'avant sa chute, la feuille forme à la base de son pétiole : des thylls dans les vaisseaux du bois, des cals sur les cribles libériens ; thylls et cals sont d'autant plus développés et plus abondants que le stade considéré est plus rapproché de l'époque de la chute.

2° Chez les espèces étudiées il s'est différencié, dès la première quinzaine de Septembre, un anneau ligno-subéreux compact qui enserre les faisceaux libéro-ligneux. Mais tandis que chez le *Fagus* la ligno-subérisation s'arrête toujours au niveau des faisceaux conducteurs qui subsistent ainsi sans modification apparente, chez l'*Ampelopsis* et le *Betula* au contraire, dès la 2^{me} quinzaine de Septembre, l'anneau se resserre de plus en plus par ligno-subérisation des cellules sous-jacentes ; le liber s'imprègne de subérine, puis les thylls cellulotiques subissent le même sort, si bien que, quelques jours avant sa chute, l'organe présente un système séparateur parfaitement continu et la feuille jaune peut être considérée comme physiologiquement séparée du rameau.

Il est donc vraisemblable d'admettre que, si les conditions anatomiques chez le *Fagus* permettent la circulation de la sève jusqu'au moment de la chute, il n'en est plus de même chez l'*Ampelopsis* et le *Betula*. Chez ces deux dernières espèces, les modifications anatomiques de la première quinzaine de Septembre sont telles qu'elles limitent les échanges liquides à une étroite zone de liber écrasé ou

légèrement subérisé enserrée de toutes parts par un liège compact.

Le peu que nous savons sur les propriétés physiques et physiologiques du liège permet de supposer que les échanges osmotiques doivent être sinon nuls, du moins très affaiblis à travers un pareil tissu. Il en résulte que dès la première quinzaine de Septembre, par le seul fait du développement de l'anneau ligno-subéreux, le courant de sève nourricière doit être considérablement ralenti et cela d'autant plus, que l'anneau ligneux se resserre davantage, tandis qu'au point de vue anatomique, à l'exception de quelques thylls cellulosiques, rien encore ne s'oppose au courant ascendant de sève brute ; mais à partir de ce moment la lignification se continue, envahit progressivement le liber et le bois ; il s'ensuit que les substances nutritives doivent s'accumuler dans la feuille ; c'est ce qui se produit en effet, nous avons vu plus haut, que la teneur maximum en sucres réducteurs est réalisée dans les feuilles jaunes. C'est le fait saillant, mis en évidence par l'analyse.

Mais le même phénomène s'obtient aussi par décortication annulaire et le fait que l'anneau de liège intéresse la plus grande partie du liber juste au moment où apparaissent les premières traces d'anthocyane, est à rapprocher des expériences de Raoul Combes sur la production du pigment rouge par décortication annulaire. Ce physiologiste a montré, que la décortication annulaire de rameaux feuillés provoque, chez certaines espèces, l'apparition d'anthocyane dans les feuilles situées au-dessus de la partie décortiquée ; les feuilles situées au-dessous restant normales. De plus, les composés hydrocarbonés solubles sont plus abondants, dans les feuilles rouges des rameaux décortiqués, que dans les feuilles vertes des rameaux normaux. La décortication influence aussi les échanges gazeux. Elle produit :

l'affaiblissement des échanges respiratoires,

le ralentissement de l'assimilation chlorophyllienne,

la formation de thylls dans les vaisseaux du bois,

qui sont autant d'indices du ralentissement de la vitalité de l'organe, communs aux feuilles des rameaux décortiqués et aux feuilles normales d'*Ampelopsis* considérées en Septembre ou à la fin de la végétation.

A partir de ce moment les organes foliaires considérées se comporteraient donc comme les feuilles des rameaux décortiqués. Tout se passe en effet comme si ces organes subissaient, à la base de leur

pétiole, une décortication naturelle. La suppression ou la mort du parenchyme cortical et du liber entraînent des conséquences physiologiques identiques au point de vue de la circulation de la sève, c'est-à-dire l'arrêt de la circulation centripète.

CONCLUSIONS

On a vu que Wehmer attribuait la diminution de certaines substances dans les feuilles en plein stade de dépérissement, à l'entraînement par les agents atmosphériques. Pour Stahl, au contraire, cette même diminution serait due au phénomène d'émigration qui serait possible jusqu'au moment où la feuille se détache de l'arbre.

Raoul Combes, devant l'insuffisance des faits, ne se prononce pas entre deux opinions aussi opposées et se contente de faire remarquer qu'avant leur chute, les feuilles ont les cribles du liber obturés par des cals, les vaisseaux du bois envahis par des thylls. Dans ces conditions la circulation et par suite l'émigration doit être considérablement ralentie sinon complètement arrêtée.

Pendant la première quinzaine de Septembre, j'ai montré qu'en dehors de la présence de quelques thylls dans le bois, de cals peu nombreux dans le liber, rien ne s'oppose anatomiquement au moins, à la diffusion de la sève élaborée à travers le liber et la partie restée intacte du parenchyme. Chez le *Fagus* ces conditions anatomiques persistent même jusqu'au moment de la chute et si réellement il y a un arrêt de la migration avant cette époque, comme semble l'établir l'analyse, l'explication du fait devra être cherchée en dehors de l'anatomie du pétiole.

Chez le *Betula* et l'*Ampelopsis* au contraire, si l'émigration est possible dès les premiers stades du dépérissement des feuilles, dès la fin de Septembre, elle doit être très affaiblie. A travers le parenchyme cortical, elle n'est possible qu'à la condition de traverser une épaisse couche de liège ; dans le liber elle doit diffuser à travers les parois cellulodiques des tubes criblés ; quelque temps avant la chute de la feuille, dans les organes qui jaunissent, les conditions de circulation sont bien plus mauvaises encore. La sève élaborée rencontre alors devant elle, dans le parenchyme, plusieurs assises de cellules

fortement subérisées, dans les faisceaux un tissu analogue mais encore plus dense.

Il est donc vraisemblable d'admettre qu'au début de la décoloration des feuilles, l'émigration (entendue comme nous l'avons définie plus haut, c'est-à-dire la persistance du courant centripète de sève élaborée) se continue encore pendant quelque temps comme paraissent le prouver :

1° le développement incomplet du système séparateur à cette époque.

2° La diminution de la totalité des hydrates de carbone, mise en évidence par l'analyse.

3° L'abondance des matières de réserve au-dessous de l'assise séparatrice et la pénurie de ces mêmes substances au-dessus, dans le pétiole.

Mais par suite des modifications continues qui se produisent dans la suite :

1° développement du système séparateur.

2° ralentissement de la circulation centrifuge causé par les thylls, l'émigration va s'atténuant de plus en plus si bien qu'une quinzaine de jours avant la défoliation elle a dû s'arrêter complètement comme semblent l'établir :

1° la parfaite continuité du système séparateur à travers les faisceaux libéro-ligneux, constatée chez l'*Ampelopsis* et le *Betula*.

2° la présence de quantités notables de composés hydrocarbonés de réserve dans les feuilles tombées et l'accumulation de sucres réducteurs dans les feuilles jaunes.

3° Enfin et surtout l'analogie complète : d'une part, entre les feuilles d'*Ampelopsis* qui commencent à rougir et les feuilles de ce même arbuste portées par des rameaux décortiqués des expériences de R. Combes ; d'autre part entre les feuilles détachées du rameau qui ont servi aux expériences de Delecano sur la respiration.

En outre les feuilles de *Fagus* à assise séparatrice interrompue, dont les faisceaux libériens restent presque intacts jusqu'au moment de la chute de la feuille et qui cependant se comportent de la même façon que celles d'*Ampelopsis* et de *Betula* à système séparateur continu, font pressentir qu'il existe certainement d'autres causes

d'interruption du courant de sève élaborée que les seules causes anatomiques invoquées ici.

Elles devront être cherchées dans les nouvelles conditions de milieu dans lesquelles le végétal se trouve insensiblement placé sur la fin de l'automne et en particulier dans la réduction progressive des échanges osmotiques.

Dans le cas d'un système séparateur incomplet ou en l'absence de toute formation subéreuse, ces influences peuvent suffire à expliquer l'arrêt de l'émigration.

DEUXIÈME PARTIE

FEUILLES PERSISTANTES

Les analyses ont porté sur deux sortes de feuilles :

- 1° Sur des feuilles de *Prunus Laurocerasus*
- 2° ——— d'*Hedera Helix*

CHAPITRE PREMIER

I. LAURIER-CERISE

Le *Laurier-cerise* est un arbrisseau caractérisé, au point de vue considéré ici, par une chute de feuilles au printemps ; en automne, quelques feuilles, parmi les plus âgées, jaunissent, se détachent une à une, mais jamais en masse.

Les lots de feuilles analysées ont été prélevés dans le cours d'une année, cueillies au milieu de la journée et du même côté de l'arbre. Les feuilles ont été choisies aussi identiques que possible, tant au point de vue des dimensions que de la coloration du limbe. Ce dernier caractère a son importance, car il dépend surtout de l'âge de l'organe considéré. Cependant, d'après Leclerc du Sablon, ce dernier facteur n'aurait qu'une influence médiocre sur la composition des feuilles.

Les récoltes ont été effectuées dans les conditions suivantes :

Récolte du 6 Août. — Les grappes de fruits commencent à faire leur apparition.

Récolte du 2 Septembre. — Les fruits sont en pleine maturité. Les feuilles des deux récoltes précédentes étaient un peu plus petites que celles des récoltes suivantes.

Récolte du 7 Décembre. — Depuis quelques jours la température oscillait autour de $+ 5^{\circ}$ C.

Récolte du 16 Janvier. — Dès le 11 Janvier la température s'est toujours maintenue au-dessous de 0° . Le thermomètre est descendu à $- 11^{\circ}$ C dans la nuit qui a précédé la récolte. Les manipulations ont été effectuées à la température de $- 4^{\circ}$ C.

Récolte du 7 Mars. — Depuis une dizaine de jours la température oscillait autour de $+ 10^{\circ}$; le jour de la récolte elle était de $+ 11^{\circ}$ C. Apparition des premiers bourgeons sur les rameaux.

Récolte du 7 Avril. — Les jeunes feuilles continuent leur évolution ; à signaler la présence de grappes de fleurs non encore écloses.

Récolte du 2 Juin. — Les jeunes feuilles ont atteint leur taille définitive ; les grappes de fruits commencent à faire leur apparition.

Récolte du 16 Juillet. — Les fruits sont bien développés mais non encore mûrs.

Les résultats des analyses portant sur les substances sucrées et résumés dans les tableaux qui suivent, ont été rapportés :

1° à 100 feuilles (tableau V)

2° à 100 gr. de substance sèche (tableau V bis)

Les coupures effectuées dans la série hydrocarbonée sont celles que j'ai déjà mentionnées plus haut dans l'étude des feuilles caduques. Toutefois, les feuilles de *Laurier-cerise* renfermant des proportions appréciables d'un glucoside bien connu, la prulaurasine, dédoublable par l'émulsine, j'ai dosé séparément les sucres provenant du dédoublement de ce composé glucosé.

Dans un dernier tableau, j'ai résumé les résultats donnés par la considération des poids secs, ceux-ci ayant été pris :

1° immédiatement après les traitements alcooliques et aqueux, avant les traitements sulfuriques ; la dessiccation a été effectuée à 105° — 110°. Par différence avec le poids sec primitif on déduit la masse des substances solubilisées par les traitements précédents.

2° après les traitements sulfuriques. La différence avec le deuxième poids sec donne la masse des composés solubilisés par l'acide sulfurique.

La dernière colonne à droite du tableau donne la proportion de substances solubles dans l'acide, contenue dans 100 gr. de résidu provenant des épuisements alcoolique et aqueux.

De l'examen du Tableau V, on peut conclure que :

1° Les sucres réducteurs contenus dans les feuilles augmentent régulièrement de Septembre, époque de la maturité des fruits, jusqu'en Mars où apparaissent les premiers bourgeons ; il se produit ensuite une diminution de ces sucres jusqu'au début de l'été pendant toute la durée du développement de la poussée de printemps. Une

TABLEAU V
FEUILLES DE LAURIER-CERISE

RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 100 FEUILLES												
DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL			SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES	POLYSACCHARIDES INSOLUBLES				TOTAL DES SUCRES INSOLUBLES	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.	POIDS SEC DE 100 F ^l es
	RÉDUCTEURS	Non Réduct.	Glucosides décolorables par l'émulsine Prelaurasine			Glucosides	AMIDON	AMYLOIDES	HÉMICEL- LULOSES			
6 Août	2, 200	0, 848	3, 260	0, 470	6, 778	13,034	1, 026	3, 184	0, 860	5, 715	25, 527	80, 238
2 Sept ^{br}	2, 000	0, 892	3, 800	0, 282	6, 974	12,424	0, 986	3, 310	0, 826	5, 842	25, 240	82, 722
7 Déc ^{bre}	2, 920	1, 476	4, 360	0, 940	9,696	17,346	1, 000	3, 644	0, 936	6, 420	33, 462	101,408
16 Jan ^{vier}	4, 120	1, 576	4, 900	0, 760	11,356	15,400	0, 890	3, 640	0, 954	6, 484	33, 240	112,288
7 Mars	3, 940	1, 412	4, 290	0, 620	10,262	16,536	2, 012	4, 220	0, 954	8, 086	34, 884	119,368
7 Avril	3, 560	1, 312	4, 900	0, 624	10,396	20,300	3, 260	5, 342	1, 000	10, 362	41, 058	127,394
2 Juin	2, 620	0, 812	4, 338	0, 562	8,332	22,910	3, 028	5, 496	0, 974	10, 408	41, 650	129,580
16 Juillet	3, 160	0, 700	4, 000	0, 624	8,484	17,000	1, 872	4, 076	0, 892	7, 630	33, 444	109,912

TABLEAU VI

FEUILLES DE LAURIER-CERISE

A. Résultats des analyses, en grammes, rapportés à 100 feuilles					B. Résultats des analyses, en gr., rapportés à 100 ^{gr} de substance sèche					
Poids sec de 100 feuilles	Poids sec des résidus avant le traitement sulfurique	Substances dissoutes à la suite des traitements précédents	Poids sec des résidus après les traitements sulfuriques	Substances solubilisées par les traitements sulfuriques	DATES DES RÉCOLTES	Poids sec des résidus avant le traitement sulfurique	Substances dissoutes à la suite des traitements précédents	Poids sec des résidus après les traitements sulfuriques	Substances solubilisées par les traitements sulfuriques	Celluloses hydro- lysables conti- nues dans 100 gr. de résidu avant le traitement sulfurique
80, 238	34, 380	45, 958	20, 164	13, 816	6 Août	42, 722	57, 278	25, 500	17, 222	40, 300
82, 722	36, 072	46, 650	21, 360	14, 712	2 Septem ^{bre}	43, 607	56, 393	25, 828	18, 779	43, 000
101, 408	41, 920	59, 488	25, 274	16, 646	7 Décembre	41, 337	58, 663	24, 925	16, 412	40, 000
112, 288	42, 000	70, 288	26, 284	15, 746	16 Janvier	37, 400	62, 600	23, 405	13, 995	37, 400
119, 368	48, 000	71, 368	29, 166	18, 834	7 Mars	40, 201	59, 799	24, 430	15, 771	39, 000
127, 394	43, 040	84, 354	25, 250	17, 790	7 Avril	38, 800	66, 200	19, 819	13, 981	41, 300
129, 580	50, 240	79, 340	28, 760	21, 480	2 Juin	38, 700	61, 300	22, 190	16, 510	42, 600
109, 912	46, 764	63, 148	24, 000	22, 764	16 Juillet	42, 600	57, 400	22, 000	20, 600	48, 300
112, 288	42, 000	70, 288	26, 284	15, 716	16 Janvier	Feuilles à — 4°				
121, 986	40, 460	81, 526	23, 234	17, 226		Feuilles à 25°				

accumulation rapide de ces monosaccharides se produit en Juillet jusqu'au moment de l'apparition des fruits; elle est suivie d'une diminution importante de ces mêmes principes jusqu'au début de l'automne. Il en résulte que la courbe de variation des monosaccharides dans les feuilles étudiées passe par un premier maximum à la fin de l'hiver, par un deuxième maximum plus faible que le premier au milieu de l'été, suivis d'un premier minimum au début de l'automne et d'un deuxième minimum vers la fin du printemps.

Ces particularités sont faciles à expliquer.

Les monosaccharides, en effet, étant considérés comme le résultat immédiat de la synthèse chlorophyllienne et la forme de migration des principes hydrocarbonés, le minimum de Septembre coïncidant avec la maturité des fruits, il y a donc pendant toute la période qui précède un appel continu de sucres de la part des rameaux fructifères, et accumulation de ces principes dans le péricarpe charnu des fruits. La consommation des sucres simples l'emporte sur la production et il en résulte un appauvrissement du parenchyme foliaire en ces substances. Une autre cause de déperdition de monosaccharides dans les feuilles, en dehors des combustions respiratoires de ces organes, réside peut-être aussi dans la condensation des sucres solubles et leur mise en réserve dans la tige et les racines de la plante, fait établi par Leclerc du Sablon. A ce point de vue l'étude des feuilles de *Lierre* à la même époque, permettra de se faire une idée de la part qui revient à ces deux phénomènes, le *Lierre rampant* ne présentant jamais d'appareil fructifère. Dès que les fruits sont mûrs, les réserves de la tige et des racines étant édifiées, le courant de migration va donc se trouver ralenti, et réduit au minimum nécessaire à l'entretien de la vie des différents tissus des organes végétaux. Or ceux-ci entrent précisément dans une période de vie latente qui se manifeste en particulier par une assimilation carbonée fort réduite et une respiration plus faible encore. On sait en effet que les basses températures diminuent plus énergiquement l'intensité respiratoire que celle de l'assimilation chlorophyllienne. Dans ces conditions, la production des sucres par les feuilles l'emporte sur la consommation, les échanges osmotiques sont rendus difficiles par suite des conditions intrinsèques et extrinsèques, comme je l'établirai plus loin, et il en résulte une accumulation de sucres simples dans les organes foliaires pendant tout l'hiver, accumulation intéressant toute la série des

sucres solubles. Cette concentration élevée du suc cellulaire dans les tissus des feuilles d'hiver est aussi en relation avec les basses températures que supportent ces organes en cette saison. Le froid paraît paralyser l'action des diastases condensantes et faciliter l'hydrolyse des polysaccharides de réserve existant déjà dans les tissus, ou, si l'on veut, déplace les équilibres fermentaires dans le sens des composés à petite molécule. Le chloroforme exerce, sur les tissus végétaux, une influence analogue (1). Au printemps, le développement des jeunes organes, feuilles et rameaux, entraîne une importante consommation des réserves ; les feuilles, tout en effectuant la synthèse de nouveaux sucres, s'épuisent peu à peu en sucres solubles. L'élévation de température et, en règle générale, les conditions favorables de végétation, entraînent l'influence prépondérante des diastases de condensation sur les diastases d'hydrolyse, d'où le minimum du début de l'été.

2° Les sucres non réducteurs, à base de lévulose, paraissent subir des variations beaucoup plus simples que les précédents. Ils atteignent leur maximum à la fin de l'hiver et leur minimum au milieu de l'été (fin Juillet), au moment où la synthèse chlorophyllienne est la plus active. Si l'on considère que ces sucres et en particulier le saccharose, représentent le premier stade de condensation des monosaccharides et par suite la forme de réserve la plus simple des substances hydrocarbonées, il est logique, d'après ce qui a été dit plus haut, qu'il en soit ainsi ; mais, dans ce cas, il faut admettre que le froid serait sans action sur le saccharose en réserve dans les feuilles.

3° La prulaurasine, et d'une façon générale les glucosides dédoublables par l'émulsine, ne subissent que de faibles variations dans le cours de la végétation ; à signaler cependant un léger maximum de ce composé en hiver et qui s'expliquerait par la saturation au moyen du glucose de l'acide cyanhydrique provenant soit d'une utilisation défectueuse par les cellules végétales des albuminoïdes de réserve, soit plutôt d'une synthèse protéique faible, déjà admise pour les substances ternaires.

(1) BUTKEWITCH, *Zur Frage der Umwandlung der Stärke in den Pflanzen und über den Nachweis der amyolytischen Enzym.* Bioch. Zeitschr., X, pp. 314-344, 1908.

4° Les dextrines ne présentent en cours d'année que des variations insignifiantes ; cependant ces polysaccharides solubles sembleraient suivre une loi de variation identique à celle du saccharose.

Ces sucres devant être considérés comme des déchets d'hydrolyse des polysaccharides complexes, leur maximum en hiver semblerait indiquer une simplification moléculaire importante des réserves amylacées à cette époque sous l'influence du froid.

5° Si l'on considère la totalité des sucres solubles, on observe un maximum très net en Janvier-Mars, suivi d'une diminution progressive jusqu'en Septembre, époque de la maturité des fruits ; ces sucres sont, à ce moment-là, au minimum, puis la courbe ne cesse de s'élever jusqu'au maximum d'hiver.

6° Les glucosides paraissent exister en quantité sensiblement constante pendant tout l'hiver, de Décembre à Mars ; leur masse augmente ensuite rapidement pendant toute la belle saison jusqu'en Juin, époque de l'apparition des fruits ; la proportion de ces substances diminue ensuite pour atteindre son minimum à la maturité des organes reproducteurs. On a vu que les réactions des produits d'hydrolyse de ces principes carbonés avec l'orcine chlorhydrique et la phénylhydrazine, indiquaient la prédominance des pentoses. Or les pentosanes, gommés, mucilages, matières pectiques, abondent généralement dans les fruits charnus ; vraisemblablement au moment de la maturation de ces derniers, ces composés hydrocarbonés émigreraient de la feuille vers le péricarpe des organes reproducteurs.

7° La loi de variation de l'amidon est exactement l'inverse de celle des monosaccharides et peut se résumer ainsi : minimum en Janvier, maximum en Juin. Le minimum de Janvier confirme ce que l'on sait déjà quant à l'effet des basses températures sur les réserves amylacées des organes végétaux. Les feuilles de cette récolte ont supporté pendant plusieurs jours une température voisine de -10° ; on trouvera plus loin la composition chimique de feuilles de la même espèce, récoltées au même moment, mais conservées pendant une journée à l'étuve à 25° . Cependant il est bon de remarquer que ce minimum n'est pas très accusé. Pendant tout l'intervalle, Janvier-Juin, la quantité d'amidon va croissant, et atteint son maximum à peu près au même moment où les sucres réducteurs passent par leur

minimum. Il y a là une coïncidence frappante qui explique dans une certaine mesure l'existence de la faible proportion de monosaccharides et de disaccharides contenue dans les feuilles à ce moment où les conditions de végétation sont si favorables à la synthèse chlorophyllienne ; c'est pourquoi il y a prédominance de l'influence des diastases de synthèse sur les ferments d'hydrolyse et accumulation d'amidon.

Le phénomène inverse a lieu en automne et en hiver où ne s'exercerait plus qu'une synthèse faible qui s'arrêterait aux stades monosaccharides et tout au plus dissaccharides, d'où accumulation de ces derniers pendant la saison froide dans les feuilles persistantes. C'est précisément à l'époque de la poussée des jeunes feuilles et des jeunes rameaux que les feuilles coriaces s'enrichissent en amidon ; il semblerait donc que la nouvelle poussée s'effectue surtout aux dépens des réserves de la tige et des racines.

8° Les amyloïdes, hémicelluloses, celluloses facilement hydrolysables, varient sensiblement comme l'amidon, avec cette différence, toutefois, que le minimum de Janvier, caractéristique de l'amidon, n'intéresse pas les polysaccharides plus condensés ; ces derniers augmentent graduellement de Mars à Juin, diminuent de Juin à Septembre et augmentent ensuite légèrement en hiver. Cette diminution rapide des polysaccharides de réserve de la feuille au milieu de la belle saison et jusqu'en automne est à noter. C'est au moment où les conditions de végétation sont les plus favorables (au moins dans la région parisienne) que la feuille s'appauvrit en principes sucrés ; c'est la conséquence même de l'activité fonctionnelle de l'organe foliacé.

La feuille, en effet, suivant l'expression de Leclerc du Sablon « est le laboratoire » où s'effectuent les synthèses les plus complexes et les plus variées, mais les substances qui y ont pris naissance ne peuvent s'y accumuler ; elles sont entraînées au fur et à mesure de leur production, dans les organes de réserve, fonction que possèdent, à un degré élevé, la tige et surtout la racine. L'édification des réserves d'une part, la maturation des fruits d'autre part, doivent donc contribuer dans une large mesure à l'appauvrissement des feuilles en principes sucrés.

Ce qui a été dit pour les polysaccharides insolubles peut se répéter

pour la totalité des sucres. A remarquer toutefois que la teneur totale en principes hydrocarbonés est sensiblement constante dans les feuilles de Juillet à Mars.

En résumé, les feuilles persistantes de Laurier-cerise présentent un maximum très net de sucres réducteurs et en général de sucres solubles pendant les basses températures d'hiver, correspondant à un minimum en polysaccharides complexes, glucosides et amidon et une teneur sensiblement constante en principes hydrocarbonés au total depuis le milieu de l'été jusqu'au printemps. Pendant toute la belle saison, de Mars à Juillet, les feuilles s'enrichissent en sucres, principalement en polysaccharides de réserve, pentosanes ou hexosanes, les organes végétaux de nouvelle formation paraissant se développer surtout aux dépens des réserves accumulées dans la tige et les racines. Puis, au début de l'été jusqu'à la fin de l'automne, il y a migration rapide des sucres insolubles, d'une part vers les rameaux à fruit, d'autre part vers les parties plus vivaces de la plante, tige, rameaux et racines, pour y reconstituer les réserves.

Il en résulte que l'analyse chimique ne peut être utilisée avec certitude pour avoir une idée même approximative de l'intensité de l'assimilation chlorophyllienne. La feuille, en effet, est le siège de deux phénomènes contraires dont les lois de variations peuvent être influencées très différemment par les mêmes causes internes ou externes ; d'une part la synthèse chlorophyllienne qui tendrait à saturer le parenchyme foliaire en principes hydrocarbonés ; d'autre part la migration de ces mêmes composés qui tend à les entraîner ailleurs ; la composition chimique de la feuille n'est donc que la résultante de ces deux phénomènes, de sorte que « l'époque où l'assimilation est la plus intense, n'est pas forcément celle où il y a le plus de réserve dans la feuille. (1) »

Les résultats des analyses rapportées à 100 gr. de substance sèche nous amèneraient aux mêmes conclusions.

(1) LECLERC DU SABLON. *Recherches physiologiques sur les matières de réserve des arbres*. Rev. gén. Bot. ; T. XVI, p. 368.

CHAPITRE III

I. FEUILLES DE LIERRE

Toutes les feuilles ont été prélevées à Paris dans un massif de *Lierre rampant* du Bois de Boulogne et végétant à l'ombre des arbres. Elles étaient de deux sortes :

1° des feuilles de l'année d'un vert tendre, à pétiole de même couleur que le limbe ;

2° des feuilles coriaces de l'année précédente reconnaissables à leur teinte plus foncée, à leurs nervures claires se détachant nettement sur le fond sombre du limbe, à leur pétiole presque noir.

La distinction que je viens d'établir entre ces deux sortes de feuilles, n'est possible que jusqu'en Janvier, époque à laquelle l'aspect extérieur ne permet plus de discerner les feuilles des deux générations.

Les feuilles ont été choisies aussi identiques que possible au point de vue des dimensions du limbe ; les pétioles, de longueur très variable, ont été enlevés.

Les récoltes ont été effectuées au milieu de la journée et dans les conditions suivantes :

1° Jusqu'aux récoltes du 4 Décembre inclusivement, la température extérieure ne s'est jamais abaissée au-dessous de + 6°.

2° *Récoltes du 31 Décembre.* — Depuis les dernières récoltes la température s'est considérablement abaissée : $0^{\circ} < t < + 5^{\circ}$.

La neige, tombée le 28 Décembre, couvrait depuis quelques jours le massif de *Lierre*. Au moment de la récolte, les feuilles étaient presque entièrement recouvertes de neige glacée, les pétioles étaient cassants comme du verre et par suite entièrement gelés ; un grand nombre de feuilles portaient sur leur limbe de larges plaques brunes.

3° *Récolte du 31 Janvier.* — Forte gelée pendant la nuit qui a

précède la récolte; les feuilles étaient recouvertes d'une épaisse gelée blanche. Du 12 au 25 Janvier le thermomètre s'est constamment maintenu au-dessous de 0° et est descendu jusqu'à — 8°. A partir du 25 Janvier, la température a oscillé autour de 0° — + 5°.

4° *Récolte du 4 Mars.* — Temps doux et pluvieux. + 10° à 8 heures du matin. Chute des vieilles feuilles de Lierre; apparition des nouvelles pousses.

5° *Récolte du 19 Avril.* — Depuis une dizaine de jours, température d'été, nuits fraîches, clair soleil. Les nouvelles feuilles se développent rapidement.

Caractères généraux. — 1° *Le Lierre rampant* est adapté à la végétation sous bois.

2° il ne présente pas d'appareil reproducteur;

3° La poussée de stolons et de feuilles s'effectue pendant toute la belle saison de Mars à Septembre.

Il a été effectué sur ces feuilles deux séries d'analyses. Dans un premier tableau N° VII j'ai résumé le résultat des analyses se rapportant à toute la série des récoltes de Juin à Juin de l'année suivante, en partant des jeunes feuilles (24 Juin 1912) pour aboutir aux feuilles coriaces (20 Juin 1913). Dans un deuxième tableau N° VIII j'ai donné les résultats relatifs aux feuilles coriaces cueillies de Juin à Décembre 1912.

Comme je l'ai fait jusqu'ici, les résultats sont rapportés :

1° à 1000 feuilles; tableau VII;

2° à 100 gr. de substance sèche; tableau VII *bts*.

Le tableau VII permet de tirer les conclusions suivantes :

1° Les sucres réducteurs diminuent de Juin à Novembre, où ils passent par un minimum, augmentent ensuite régulièrement jusqu'en Janvier, persistent en quantité sensiblement constante jusqu'en Mai, puis paraissent augmenter légèrement jusqu'en Juillet suivant, époque du maximum.

La loi de variation des monosaccharides est sensiblement la même que pour les feuilles de *Laurier-cerise* avec correspondance presque parfaite des maxima et des minima. Cependant chez le *Lierre*, contrairement à ce qui se passe chez le *Laurier-cerise*, le

TABLEAU VII
FEUILLES DE LIÈRE

RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 1000 FEUILLES SANS PÉTIOLÉS													
DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL				SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU DEXTRINES	TOTAL	GLUCOSIDES	POLYSACCHARIDES INSOLUBLES			TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.	POIDS SEC DE 1000 feuil.	
	Réducteurs	Non réduct.	Sucres non décolorés par l'acide de l'acétate de Plomb					AMIDON	Amylode- n	HEMICEL- LULOSES			Celluloses facilem. hydrolys.
24 Juin	6,600	2,600		3,875	0,157	13,332	8,375	0,670	2,250	2,190	1,650	28,337	113,730
13 Août	5,900	4,300		3,300	0,300	12,800	9,200	0,540	2,350	2,100	1,875	29,795	127,150
9 Septembre	4,600	4,250		2,850	0,200	11,900	10,575	4,300	1,300	2,850	1,475	29,410	114,810
29 Octobre	3,850	7,550		4,600	0,250	13,250	10,705	0,430	1,800	2,350	0,825	29,360	131,625
4 Décembre	4,150	10,850		0	0,520	15,520	9,480	0,610	2,450	2,125	0,250	30,435	134,750
31 Décembre	4,720	26,680		3,700	0,400	35,500	9,950	0	3,200	1,600	0,850	51,100	137,420
31 Janvier	5,000	22,300		6,850	0,200	34,150	13,050	0	3,200	1,800	0,900	53,300	131,500
14 Mars	4,600	14,935		0	0,050	19,585	17,225	4,925	2,380	1,325	0,800	46,240	149,382
19 Avril	4,800	10,350		0,650	0,075	15,875	23,100	18,680	3,646	1,725	0,750	24,795	16,3875
20 Juin	5,500	5,800		2,300	0,060	13,660	15,660	2,000	2,900	1,250	0,625	36,095	138,045

REMARQUE. — Les feuilles de Juin de la première récolte étaient de jeunes feuilles du printemps de la même année ; les feuilles de Juin de la dernière récolte étaient des feuilles de la même génération mais ayant par conséquent un an de plus.

maximum de Juillet l'emporte sur celui de Janvier. Les considérations faites précédemment s'appliquent encore dans ce cas. Il semblerait donc que la présence ou l'absence d'appareil reproducteur n'entraîne pas de perturbation sensible dans la loi de variation, non seulement des sucres réducteurs des feuilles, mais en général de tous les principes hydrocarbonés. Le sens de variation est identique pour tous les sucres et les seules différences portent sur les valeurs absolues des maxima et des minima. Toutefois, il serait intéressant d'étudier à ce point de vue, les feuilles de *Lierre grim pant*, à évolution normale, (j'entends par là qu'il est pourvu d'un appareil fructifère bien développé) comparativement aux feuilles de *Lierre* en massifs dépourvues d'appareil reproducteur. La richesse en sucres réducteurs des feuilles pendant toute la belle saison, semble indiquer une intensité considérable de l'assimilation chlorophyllienne ; il n'y a en effet aucune raison de supposer qu'en pleine végétation la migration des sucres soit ralentie. Le *Lierre rampant* semblerait s'accommoder parfaitement de la lumière atténuée des sous-bois. D'ailleurs l'observation de la végétation exubérante des massifs placés à l'ombre épaisse de nos parcs vient à l'appui de cette hypothèse. On conçoit qu'il en soit ainsi puisque l'appareil végétatif a à sa disposition la totalité des éléments nutritifs élaborés par les parenchymes chlorophylliens sans partage avec un appareil fructifère.

2° Les sucres non réducteurs à base de lévulose accusent un accroissement constant et considérable de Juin à Janvier, où ils atteignent un maximum très élevé passant de 2,5 en Juin à 26,5 environ en Janvier, époque à partir de laquelle ils diminuent rapidement, surtout de Mars à Juin. C'est un fait déjà signalé à propos du *Laurier-cerise*, mais beaucoup moins prononcé que chez les feuilles de *Lierre*. Cette abondance de sucres non réducteurs en hiver est certainement en rapport avec les températures exceptionnellement basses auxquelles les feuilles se sont trouvées soumises. Si l'on remarque la pénurie de sucres insolubles et surtout d'amidon dans ces mêmes feuilles, on peut admettre, d'après ce que l'on sait déjà de l'action du froid sur les polysaccharides complexes, que cette accumulation de sucres solubles provient d'une part de la simplification moléculaire des hydrates de carbone de réserve et d'autre part de l'accumulation, dans le limbe des feuilles, des produits de l'assimilation carbonée de ces mêmes organes par suite de l'arrêt de

l'émigration. On a vu en effet, à propos de la récolte de Janvier, que les pétioles étaient complètement gelés et que par suite toute circulation de sève était devenue impossible dans le système vasculaire. Quoi qu'il en soit, il serait intéressant de déterminer la nature de ces sucres et de voir si réellement on se trouve en présence de saccharose ou d'un sucre plus condensé. L'action spécifique de l'invertine, en tant que lévulo-diaстase, étant aujourd'hui bien établie, on peut affirmer que ces sucres sont à base de lévulose.

3° Les dextrines présentent un maximum très net en Décembre, ce qui semblerait indiquer une importante hydrolyse des matières amylacées au commencement de l'hiver.

4° Comme pour le *Laurier-cerise*, les sucres solubles sont au maximum en hiver à l'époque des grands froids, ils diminuent ensuite régulièrement jusqu'au minimum d'automne et la courbe se relève ensuite pendant l'hiver.

Cette forte concentration du suc cellulaire du parenchyme foliaire pendant les grands froids explique pourquoi, au moment de la récolte du 31 Décembre, alors que les pétioles étaient entièrement gelés et cassants, les limbes des feuilles avaient conservé toute leur souplesse.

5° Les glucosides existent en quantité sensiblement constante pendant la période Juin-Octobre ; ils diminuent jusqu'à un minimum atteint en Décembre et augmentent ensuite régulièrement à mesure que les feuilles vieillissent. Il faut mentionner cependant un léger maximum en Avril coïncidant avec la diminution très nette des sucres non réducteurs. La proportion de ces composés s'affaiblit pendant la période d'évolution des jeunes feuilles et stolons, ce qui semblerait établir leur rôle de matières de réserve.

6° Les réserves amylacées sont en général peu abondantes dans les feuilles de *Lièrre* en cours d'année. On constate en effet un premier maximum en Septembre, suivi d'une diminution rapide de l'amidon jusqu'à sa disparition complète fin Décembre. En Mars, l'amidon reparait en quantité environ 4 fois plus élevée qu'en automne ; la masse de ce polysaccharide augmente ensuite très rapidement, passe par un maximum élevé en Avril, puis subit une décroissance rapide d'Avril à Juin où la proportion tombe de 9 à 1 environ. Les résultats de l'analyse chimique ont été contrôlés par

l'observation microscopique après réaction à la liqueur iodo-iodurée.

L'existence d'un minimum de principes amylacés en hiver, confirme ce que l'on savait déjà depuis les travaux de nombreux auteurs et en particulier de Fischer, Mer, Lidforss, d'Arbaumont, Leclerc du Sablon et Combes, de même pour la régénération de ce sucre au printemps. Cependant la forte proportion de ce polysaccharide en Avril, dans les feuilles qui n'en contiennent ordinairement qu'une quantité relativement faible, a lieu de surprendre, de même que sa diminution rapide au début de l'été. Cependant ces faits sont faciles à expliquer si l'on tient compte des conditions de végétation tout à fait spéciales à cette plante.

Pendant tout l'hiver et jusqu'à la fin Avril, le *Lierre rampant* végète comme une plante à feuilles persistantes ordinaire et se comporte comme ces dernières. Dès que les conditions de température deviennent favorables, les feuilles reforment de l'amidon, d'une part, aux dépens des sucres solubles, comme paraît l'indiquer la diminution rapide de ces derniers et surtout par assimilation chlorophyllienne qui doit être assez intense aux environs de 10°; les feuilles de Lierre en plein soleil régénèrent des quantités considérables d'amidon; mais les conditions extérieures changent peu à peu; les arbres développent leurs feuilles, la lumière s'atténue de plus en plus, le lierre en est réduit à végéter à l'ombre; d'où chute rapide de la proportion des substances amylacées contenues dans les feuilles. De plus, à la même époque, les jeunes pousses évoluent en consommant les réserves nutritives accumulées dans les organes végétaux et il s'ensuit une migration plus rapide des produits de synthèse. L'intensité de l'assimilation chlorophyllienne se trouve donc réduite, la migration est devenue en même temps plus active, la consommation des hydrates de carbone l'emporte donc sur la production; il doit en résulter fatalement un appauvrissement de la feuille en principes sucrés. Mais en Juin, les organes jeunes ont atteint leur taille définitive, les feuilles et stolons qui prennent naissance à ce moment sont clairsemés, la consommation des sucres diminue, devient égale à la production par synthèse chlorophyllienne d'où établissement d'un équilibre qui se traduit par une teneur constante en amidon jusqu'en automne.

Il résulte de ces considérations que le *Lierre rampant*, adapté à la vie héliophobe, se trouve dans de mauvaises conditions de végé-

tation qui se traduisent par une pénurie de substances amylacées dans ses feuilles. Il semblerait que, par suite de l'insuffisance d'énergie lumineuse, la synthèse chlorophyllienne serait arrêtée dans son activité de condensation qui se trouverait ainsi limitée à la phase disaccharide, ces derniers représentant alors la forme de réserve hydrocarbonée dans les feuilles.

7° Les polysaccharides supérieurs, amyloïdes, hémicelluloses, celluloses facilement hydrolysables, ne subissent dans le cours d'une année que des variations de faible amplitude. Toutefois ces substances paraissent en général plus abondantes en été, automne, hiver qu'au printemps où elles seraient utilisées dans une certaine mesure pour le développement des jeunes organes.

8° Si on considère la totalité des sucres insolubles, on voit que leur minimum d'hiver correspond au maximum des sucres solubles; de même le maximum des polysaccharides à la fin du printemps a lieu simultanément avec le minimum en sucres simples. Il en résulte l'existence d'un équilibre déplacé dans un sens ou dans l'autre suivant les circonstances.

Le tableau d'analyses rapportées à 100 gr. de substance sèche me donnerait dans l'ensemble des résultats semblables : je me bornerai à faire remarquer que les rapports poids sec/poids frais vont en augmentant au fur et à mesure que la feuille devient plus âgée, ce qui est l'indice d'une légère dessiccation des feuilles coriaces.

En résumé, on voit que les feuilles de *Lierre rampant* se comportent exactement dans le cours de l'année comme les feuilles de *Laurier-cerise*. Ces organes végétaux ne présentent que des variations de faible amplitude, quant aux sucres réducteurs qu'elles contiennent. Toutefois elles paraissent accuser une teneur plus considérable en sucres simples pendant la saison d'hiver qu'en automne ou au printemps. Mais le fait le plus remarquable, c'est l'accumulation de sucres à base de lévulose pendant la saison froide dans les feuilles. Il faut voir, dans cette accumulation de produits solubles, un effet des températures exceptionnellement basses supportées par les feuilles, quelques jours avant leur récolte, qui paralyserait l'activité des diastases de condensation des sucres et ralentirait ou même supprimerait totalement la migration des principes hydrocarbonés solubles. De plus, étant donné que le froid agit d'une façon beaucoup

plus énergique sur la respiration que sur l'assimilation, la présence des feuilles persistantes doit entraîner une accumulation de sucres dans la plante.

Les sucres à base de lévulose, dont on vient de parler, peuvent être considérés comme réserves hydrocarbonées de la feuille, dans les conditions toutes spéciales où le végétal se trouve placé. Toutefois l'*Hedera* est capable de former dans son parenchyme foliaire des quantités relativement considérables d'amidon, lorsqu'il végète normalement en plein soleil ; c'est le cas au printemps avant la poussée des feuilles caduques. Dès que ces dernières sont développées, les réserves amylacées diminuent rapidement puis restent constantes jusqu'en automne. On sait, en effet, que dans ces conditions le *Lierre* ne porte jamais de fleurs ni de fruits, ce qui est l'indice d'une végétation anormale et en étroite relation avec les réserves nutritives d'origine chlorophyllienne qui sont à la disposition de la plante.

2. FEUILLES CORIACES DE LIERRE

Les analyses des feuilles qui précèdent immédiatement se rapportent, de Juin à Décembre, à des jeunes feuilles qui ont pris naissance dans le courant de l'année. On a vu qu'à partir de Janvier il devenait impossible de distinguer par le seul aspect extérieur les feuilles de l'année de celles qui sont plus âgées. Je me suis demandé si l'âge de la feuille n'avait aucune influence sur sa composition, autrement dit, si deux feuilles de même surface cueillies au même moment, l'une de l'année, l'autre coriace, avaient exactement la même composition.

Leclerc du Sablon (1) qui s'est déjà occupé de cette question, à la suite du résultat de plusieurs analyses, conclut que les différences sont très faibles et que la proportion relative des sucres est pratiquement négligeable ; il n'est donc pas nécessaire au point de vue où il se place de distinguer les feuilles d'âges différents. Mais les conclusions de ce physiologiste se rapportent exclusivement à la totalité des réserves hydrocarbonées et à 100 gr. de substance sèche.

(1) *Ibid.*, T. XVIII, 1906, p. 20.

J'ai pensé, qu'en effectuant des coupures plus nombreuses dans la série hydrocarbonée, et en rapportant le résultat à 1000 feuilles, on serait peut-être amené à des conclusions différentes.

Les feuilles coriaces ont été récoltées en même temps que les feuilles de l'année et de la même façon. La tableau VIII A donne les résultats des analyses rapportés à 1000 feuilles; le tableau VIII B. donne ces mêmes résultats rapportés à 100 gr. de substance sèche.

A l'examen du tableau VIII A on voit que :

1° Les feuilles âgées accusent un poids sec plus considérable que les jeunes feuilles ;

2° Les feuilles coriaces sont plus riches en sucres réducteurs que les mêmes organes de l'année ; cette richesse est sans doute subordonnée à la différence de poids sec. La comparaison des tableaux ayant trait aux analyses de 100 gr. de substance sèche donneront d'utiles indications à ce sujet. Mais les lois de variation des sucres simples et complexes sont absolument identiques dans les deux sortes de feuilles et les différences ne portent que sur les valeurs absolues des maxima et des minima.

3° Les vieilles feuilles paraissent être beaucoup plus pauvres en sucres non réducteurs à base de lévulose que les mêmes organes de l'année ; mais on remarquera qu'elles contiennent en plus des sucres solubles non précipitables par l'acétate neutre de plomb, non dédoublés par l'invertine dans les conditions de l'expérience, et qui, très certainement, sont identiques aux sucres non réducteurs des jeunes feuilles. L'action de la sucrase a dû être gênée par l'excès des composés tanniques et mucilagineux qui abondent dans les feuilles âgées. Ce même résidu sucré était pratiquement nul dans les feuilles de l'année.

4° D'une façon générale, les feuilles plus âgées paraissent accuser une teneur plus considérable en sucres solubles et en sucres insolubles, surtout en amidon. Mais à mesure que l'on considère des feuilles plus âgées, les différences signalées plus haut s'atténuent de plus en plus, si bien qu'en Janvier, les feuilles de même aspect doivent avoir sensiblement la même composition. Déjà dès le 4 Décembre, les rapports poids sec/poids frais pour les deux récoltes sont respectivement 0,365 0,367 et par suite sont pratiquement égaux.

TABLEAU VIII
FEUILLES CORIACES DE LIERRE

A. — RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 1000 FEUILLES SANS PÉTIOLE												
DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL			SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU DEXTRINES	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES	GLYCOSIDES	POLYSACCHARIDES INSOLUBLES				TOTAL DES SUCRES INSOLUBLES	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.
	Réducteurs	Non réduit.	Sucres non décolorés par l'acide tartrique; non pipés par l'acide de Ph.				AMIDON	Amylodés	HÉMICEL- LULOSES	Celluloses (facilement hydrolys.		
24 Juin	9, 025	1, 075	6, 820	0, 250	17, 170	14, 405	2, 000	4, 160	1, 325	1, 500	8, 985	40, 560
9 Août	7, 200	3, 420	9, 632	0, 256	20, 508	9, 152	2, 000	4, 626	1, 136	1, 460	9, 222	38, 882
9 Sept ^{bre}	6, 800	2, 500	8, 675	0, 325	18, 300	16, 215	1, 700	3, 860	1, 300	1, 575	8, 435	42, 950
29 Oct ^{bre}	8, 400	3, 600	12, 720	0, 400	25, 420	14, 220	1, 000	5, 460	2, 200	1, 450	10, 110	49, 450
4 Déc ^{bre}	8, 900	2, 400	12, 040	0, 450	23, 490	14, 430	0, 530	4, 270	1, 870	1, 300	7, 440	45, 060
156,080												
153,120												
154,670												
172,900												
160,235												
B. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GRAMMES DE SUBSTANCE SÈCHE												
DATES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL			SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU DEXTRINES	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES	GLYCOSIDES	POLYSACCHARIDES INSOLUBLES				TOTAL DES SUCRES INSOLUBLES	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.
	Réducteurs	Non réduit.	Sucres non décolorés par l'acide tartrique; non pipés par l'acide de Ph.				AMIDON	Amylodés	HÉMICEL- LULOSES	Celluloses (facilement hydrolys.		
24 Juin	5, 785	0, 689	4, 371	0, 160	14, 005	9, 234	1, 282	2, 666	0, 850	1, 000	5, 798	26, 037
9 Août	4, 703	2, 234	6, 291	0, 167	13, 400	5, 977	1, 300	3, 023	0, 742	0, 954	6, 019	25, 391
9 Sept ^{bre}	4, 395	1, 616	5, 581	0, 210	14, 802	10, 488	1, 400	2, 490	0, 848	1, 016	5, 454	27, 737
29 Oct ^{bre}	4, 855	2, 081	7, 352	0, 231	14, 519	8, 243	0, 581	3, 156	1, 271	0, 838	5, 846	28, 608
4 Déc ^{bre}	5, 555	1, 310	7, 525	0, 281	14, 671	8, 831	0, 350	2, 669	1, 170	0, 813	4, 662	28, 464
0, 350												
0, 348												
0, 335												
0, 353												
0, 365												

Rapports
des poids
trahs aux
poids secs

Il reste maintenant à savoir si cette différence de composition entre les deux sortes de feuilles et surtout la plus grande teneur des feuilles coriaces en hydrates de carbone ne proviendrait pas de l'excès de poids sec que présentent ces dernières sur les mêmes organes plus jeunes. La comparaison des tableaux des analyses rapportées à 100 gr. de substance sèche est intéressante à ce sujet. On voit d'une façon générale, en tenant compte de la remarque signalée plus haut à propos des sucres non réducteurs, que les chiffres sont sensiblement identiques pour toutes les catégories de sucres et ne présentent que des écarts relativement faibles, à l'exception toutefois des cas particuliers suivants : 3 % au lieu de 5 % pour les sucres réducteurs en Décembre ; 25,8 % au lieu de 28 % pour la totalité des sucres à la même date.

Si on considère maintenant les chiffres se rapportant aux deux sortes de feuilles pour les récoltes du 4 Décembre :

	<i>Jeunes feuilles</i> <i>Vieilles feuilles</i>	
Sucres non réducteurs et réducteurs %	8 — 3	8,5 — 5,5
Dextrines	» 0,2	» 0,3
Sucres solubles	» 12	» 14
Glucosides	» 10	» 8,8
Amidon	» 0,4	» 0,3
Sucres insolubles	» 4	» 4,6
Total des sucres	» 25,8	» 28,6

on arrive à la remarque faite plus haut que les différences vont s'atténuant à mesure que l'on considère des feuilles plus âgées.

Les variations des rapports poids sec/poids frais sont de même sens dans les deux sortes de feuilles ; ils augmentent de l'automne au printemps, mais ils sont toujours plus élevés chez les feuilles coriaces que dans les jeunes feuilles. Si l'on rapproche ce fait de la proportion plus élevée de sucres que présentent ces organes, on serait tenté d'admettre tout d'abord que les feuilles âgées assimilent d'une façon plus intense que les jeunes feuilles. Or la teneur en hydrates de carbone de ces organes n'est que la résultante des deux actions contraires : 1° synthèse chlorophyllienne, 2° entraînement des sucres formés vers les parties vivaces du végétal. D'après ce qu'on sait sur les fonctions des tissus végétaux, il est difficile d'admettre

que des cellules âgées ont plus d'énergie assimilatrice que des tissus jeunes mais adultes, et il est plus vraisemblable de supposer un ralentissement dans l'activité des phénomènes osmotiques, comme paraît l'établir la faible teneur en eau des feuilles coriaces et du courant de migration en automne par suite de l'obstruction partielle des vaisseaux âgés.

On voit, d'après ce qui précède, que les conclusions de Leclerc du Sablon sont confirmées ici lorsque les analyses sont rapportées, suivant la méthode adoptée par ce physiologiste, à 100 gr. de substance sèche ; mais il n'en est plus de même si l'on envisage un nombre déterminé de feuilles. Il y a là un point important qu'il ne faut pas négliger dans les recherches de cette nature. On sait en effet que les organes jeunes sont plus riches en eau que les mêmes parties végétales plus âgées, fait qui est confirmé ici par les comparaisons des rapports poids sec/poids frais obtenus pour les deux sortes de feuilles, et que la teneur en eau d'un organe végétal quelconque dépend moins de l'état hygrométrique du milieu extérieur que de l'âge de cet organe. En conséquence, la feuille coriace est plus riche en substances hydrocarbonées que la feuille de l'année, mais ces différences internes vont s'atténuant de plus en plus à mesure que l'on approche de la mauvaise saison ; il en est de même d'ailleurs des caractères externes, et cette convergence est telle qu'en Janvier les feuilles de Lierre de même aspect, quel que soit leur âge, doivent avoir sensiblement la même composition.

CHAPITRE III

ESSAIS DE RÉGÉNÉRATION DE L'AMIDON DANS LES FEUILLES PERSISTANTES PAR ÉLÉVATION DE TEMPÉRATURE

On sait depuis les travaux de plusieurs physiologistes, en particulier de Müller-Thürgau sur les tubercules de *Pomme de terre*, de Fischer sur les tiges et les rameaux, que des organes végétaux exposés aux basses températures vers 0°, transforment leur amidon en sucre et inversement, peuvent reformer ce polysaccharide aux dépens des sucres réducteurs qu'ils renferment par quelques heures d'exposition au-dessus de 10° C°. Les expériences ont surtout porté sur des tubercules, des tiges, des rameaux, rarement sur des feuilles. J'ai essayé de réaliser le même phénomène avec des feuilles persistantes. Dans ce but, j'ai récolté des feuilles de *Lierre* et de *Laurier-cerise* dans l'hiver exceptionnellement froid 1912-1913. Les feuilles de *Lierre* avaient supporté pendant une vingtaine de jours une température voisine de 0°; pendant trois jours, elles ont été recouvertes de neige; au moment de la récolte des glaçons adhéraient à leur limbe et le pétiole glacé était cassant comme du verre. Ces feuilles ont été divisées en trois lots :

1° Un premier lot a été précipité directement dans l'alcool bouillant;

2° Un deuxième lot a été exposé pendant 2 heures à l'étuve à 20°;

3° Un troisième lot a été placé pendant le même temps à l'étuve à 30°, puis les lots 2 et 3 ont été fixés dans l'alcool bouillant.

Les résultats des analyses sont donnés dans le tableau IX; dans la première partie (A) les analyses sont rapportées à 1000 feuilles; dans la deuxième partie (B) à 100 gr. de poids sec.

A l'examen de ce tableau on remarque l'analogie complète entre

TABLEAU IX
FEUILLES DE *LIERRE*. Récoltes du 31 Décembre et du 14 Mars.

A. — RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 1000 FEUILLES SANS PÉTIOLE

NATURE DES FEUILLES	SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU			SUCRES SOLUBLES dans l'eau DEXTRINS	TOTAL	GLYCOSIDES	POLYSACCHARIDES INSOLUBLES			TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOL.	POIDS SEC DE 1000 feuilles		
	RÉDUCTEURS	Non réduits par invert. line ou par l'acétate de Pb					AMIDON	HÉMICEL- LULOSES	Celluloses facilement hydrolys.				
		Non réduits par invert. line ou par l'acétate de Pb	Non réduits par invert. line ou par l'acétate de Pb										
Feuil. fixées à 0°	4, 720	26,680	3, 700	0, 400	35,500	9, 950	0	3, 200	1, 000	0, 850	5, 650	51,100	137,420
Feuil. fixées après un séjour de 2 ^h à 20°	4, 320	22,080	4, 600	0, 480	31,480	8, 950	0	4, 672	1, 700	0, 800	7, 172	47,602	133,000
Feuil. fixées ap. un séjour de 2 ^h à 30°	3, 760	19,040	0	0, 480	23,280	7, 200	0	2, 992	1, 500	0, 710	5, 232	35,712	152,120

B. — Récolte du 14 Mars. — FEUILLES VERTES ET FEUILLES BRUNES

Feuil. vertes	4, 600	14,935	0	0, 050	19,585	17,225	4, 925	2, 380	1, 325	0, 800	9, 430	46,240	119,382
Feuil. brun foncé	6, 100	14,050	0	0, 100	20,610	22,280	8, 000	3, 040	1, 450	0, 800	13,290	56,120	140,056

C. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GRAMMES DE SUBSTANCE SÈCHE

4. — Récolte du 31 Décembre.

Feuil. fixées à 0°	3, 435	19,400	2, 692	0, 291	25,818	4, 176	0	2, 327	1, 164	0, 618	4, 109	37,168	0, 377
Feuil. fixées ap. un séjour de 2 ^h à 20°	3, 248	16,600	3, 000	0, 361	23,209	5, 564	0	3, 512	1, 278	0, 601	5, 391	35,329	"
Feuil. fixées ap. un séjour de 2 ^h à 30°	2, 471	12,516	0	0, 315	15,302	4, 738	0	1, 968	0, 986	0, 187	3, 441	23,481	0, 435

2. — Récolte du 14 Mars.

Feuilles vertes	3, 080	10,000	0	0, 034	13,492	11,450	3, 296	1, 593	0, 887	0, 535	6, 311	30,953	0, 402
Feuilles brunes	4, 570	10,000	0	0, 071	14,641	15,900	5, 711	2, 471	1, 035	0, 571	9, 491	40,032	0, 391

les deux sortes de résultats en ce qui concerne les substances hydrocarbonées.

Les sucres solubles, réducteurs et non réducteurs, diminuent rapidement à mesure que la température s'élève, il en est de même des glucosides, mais à aucun moment l'amidon n'est régénéré. L'observation microscopique vient confirmer les résultats de l'analyse et je n'ai jamais obtenu, avec la liqueur iodo-iodurée, la coloration bleue caractéristique de l'amidon, même après avoir chauffé les coupes à l'eau bouillante. Toutefois à la température de 20°, il semblerait qu'il y a eu production d'amyloïdes et le total des sucres insolubles de ces feuilles est nettement supérieur à celui des autres.

Les sucres disparaissent par combustion respiratoire et cette fonction paraît intéresser toute la série hydrocarbonée, comme en témoigne la faible teneur en ces composés des feuilles ayant séjourné pendant quelque temps à la température de 30°. Il semble que la respiration s'effectue tout d'abord aux dépens des sucres simples, ce qui amène une rupture de l'équilibre dans la série hydrocarbonée ; il en résulte une hydrolyse continue des polysaccharides les plus condensés qui tend à réparer constamment la perte en sucres simples résultant de l'action de l'oxygène. L'explication des variations des sucres serait donc la suivante. Les feuilles, sous l'influence des basses températures, ont réalisé un équilibre hydrocarboné tel qu'il correspond à une simplification moléculaire des sucres contenus dans les tissus. Dès que la température s'élève, l'équilibre est déplacé dans le sens de la condensation des hydrates de carbone à petite molécule, qui se traduit à l'analyse par un taux plus élevé en polysaccharides complexes autres que l'amidon ; puis, la fonction respiratoire continuant de s'exercer, ces sucres seraient utilisés à leur tour.

Les feuilles de *Lierre* n'étant restées que quelques heures aux températures de 20° et 30° on peut supposer que la durée de l'expérience a été insuffisante et qu'il y aurait eu peut-être régénération d'amidon par un séjour plus prolongé à l'étuve. Pour répondre à cette objection, j'ai effectué une nouvelle expérience et une autre série d'analyses avec des feuilles de *Laurier-cerise*. Ces feuilles ont été récoltées le 16 Janvier dans le Jardin d'essais du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, après une période de froid

intense. En effet, depuis le 11 Janvier, la température s'était toujours maintenue au-dessous de 0° et dans la nuit qui a précédé la récolte le thermomètre est descendu à — 11°. La récolte et les manipulations des feuilles ont été effectuées à — 4°.

Les feuilles cueillies ont été divisées en 2 lots :

Le 1^{er} lot a été fixé dans l'alcool bouillant aussitôt après la pesée.

Le 2^{me} lot a été porté au Laboratoire de la Sorbonne, placé à l'étuve à 25° pendant 20 heures.

Les analyses rapportées à 100 feuilles et à 100 gr. de substance sèche, donnent sensiblement les mêmes résultats, résumés dans le tableau V *bis*, B. On voit que la proportion des sucres solubles se trouve réduite par l'élévation de température et dans des proportions plus sensibles que précédemment, ce qui s'explique par une plus longue durée de l'expérience.

Fait intéressant, la prulaurasine paraît décroître, mais en plus faible proportion. Les glucosides (composés tanniques, pectiques, mucilagineux) ont sensiblement augmenté. Quant à l'amidon, l'examen microscopique des feuilles fixées dans l'alcool n'en laisse découvrir aucune trace dans l'un et l'autre lots de feuilles. Cependant l'analyse chimique en décèle des quantités appréciables peu différentes dans les deux sortes d'organes foliaires ; les feuilles restées au laboratoire paraissent un peu plus riches en ce polysaccharide, mais dans des proportions qui ne sont nullement en rapport avec la masse de sucres simples disparus. De plus, les polysaccharides supérieurs, de condensation plus élevée que l'amidon, sont en décroissance marquée dans les feuilles réchauffées et il en résulte une perte notable en sucres insolubles. Comme dans le cas du *Lierre*, la disparition des sucres simples doit être attribuée surtout à la combustion respiratoire. De cette dernière expérience deux faits surtout sont intéressants à retenir ; d'une part la diminution de la prulaurasine et d'autre part les réactions négatives obtenues avec la liqueur iodo-iodurée sur les feuilles de Laurier-cerise.

1° La diminution de la prulaurasine constatée dans les feuilles laissées à l'étuve ne peut être vraisemblablement attribuée qu'à l'activité de la fonction respiratoire et par suite il semblerait que les glucosides, la prulaurasine tout au moins, ne devrait pas être

considérée, suivant l'hypothèse admise par quelques auteurs, comme un déchet fonctionnel du végétal, mais plutôt comme une réserve sucrée spéciale à quelques plantes, et utilisée au même titre que les réserves hydrocarbonées ordinaires.

2° On a remarqué, quant à l'amidon, les résultats contradictoires obtenus, d'une part, par les réactions microchimiques à l'iode des feuilles conservées dans l'alcool qui amenait à conclure à l'absence totale de ce polysaccharide, et, d'autre part, les résultats positifs obtenus avec l'amylase après les traitements préliminaires donnés en détail dans la technique adoptée ici. L'explication de ce fait paraît résulter des travaux de Jentyś (1) qui s'est occupé spécialement de cette question. D'après cet auteur, l'amidon ne donnerait presque jamais dans les extraits de feuilles, en présence de l'iode, la coloration bleue caractéristique de ce sucre. L'action de l'halogène serait entravée par les substances tanniques, comprenant non seulement le tannin, mais encore les acides gallique, quercitannique, catéchutannique, la vanilline, la phloroglucine ; d'où nécessité absolue d'enlever ces substances avant d'essayer l'action de l'iode. D'ailleurs ce qui a été dit pour ce métalloïde peut se répéter pour l'amylase et il ne m'a pas fallu moins de cinq saccharifications successives, après l'épuisement à l'eau sous pression, pour extraire la totalité de l'amidon à l'état de maltose.

A l'action des matières tanniques vient s'ajouter encore celle des mucilages, si abondants dans la plupart des feuilles ; ceux-ci, fortement coagulés par les traitements alcooliques préliminaires, forment un barrage presque infranchissable à la pénétration et de l'amylase et de l'iode.

En conséquence, on ne saurait se montrer trop prudent dans les conclusions relatives aux recherches microchimiques et le contrôle réciproque des résultats obtenus par les méthodes chimique et microchimique s'impose nécessairement.

En résumé, par élévation de température, dans les limites des expériences, il m'a été impossible de constater une régénération appréciable d'amidon, par élévation de température, sur des feuilles

(1) JENTYŚ. *Sur les obstacles à la découverte de la diastase dans les feuilles et dans les tiges*. Bull. Acad. des Sc. de Cracovie, Nov. 1892.

qui avaient été, au préalable, soumises à l'influence du froid; cependant les sucres solubles étaient en quantité abondante.

Les sucres solubles et insolubles diminuent progressivement par combustion respiratoire comme paraît l'établir leur disparition plus rapide à 30° qu'à 20°. Les glucosides dédoudables par l'émulsine et en particulier la prulaurasine paraissent contribuer pour leur part à l'entretien de l'activité respiratoire, ce qui semblerait mettre en défaut l'opinion des auteurs qui veulent voir dans ces composés glucosés des déchets de la vie végétale.

L'augmentation sensible de la masse globale des composés taniques, pectiques, mucilagineux causée par l'élévation de température dans les feuilles de *Laurier-cerise*, autorise à supposer une transformation possible, dans les conditions des expériences, des sucres solubles simples, en glucosides, ce terme devant être pris dans le sens général défini au début de ce mémoire.

Relation entre la coloration des feuilles de Lierre et leur composition. — J'ai signalé plus haut que, dès les premiers froids, certaines feuilles de *Lierre*, éparses dans le massif, présentaient de nombreuses taches brunes qui finissaient pas se réunir et donnaient au limbe de ces feuilles un aspect totalement différent des autres. Il était naturel de penser que ces différences d'aspect devaient être les signes extérieurs de différences profondes dans la composition de ces organes.

Dans le but de vérifier cette impression, j'ai récolté le 14 Mars sur le même massif:

- 1° un lot de feuilles entièrement vertes,
- 2° un lot de feuilles brunes.

Le résultat des analyses se trouve résumé dans le tableau IX C, dont la première partie se rapporte à 1000 feuilles et la deuxième à 100 gr. de substance sèche. Les variations sont de même sens dans les deux cas envisagés; les feuilles brunes paraissent plus riches encore en sucres réducteurs, dextrine, amidon et amyloïdes que les feuilles vertes; l'écart est surtout sensible pour la somme des sucres insolubles et la totalité des sucres.

Comme il est assez difficile d'admettre que la synthèse chlorophyllienne soit plus intense dans les feuilles brunes que dans les

feuilles normales, il est vraisemblable de supposer que la migration des produits élaborés par les feuilles est fortement ralentie dans ces dernières par le développement d'une assise séparatrice ou l'obstruction partielle des vaisseaux conducteurs.

En résumé, si on compare les résultats obtenus dans les analyses de feuilles de végétaux toujours verts, aussi différents, tant au point de vue de l'espèce et du mode de végétation, que le *Lierre* et le *Laurier-cerise*, dans le cours de l'année, on obtient quelques points communs intéressants à signaler.

1° Les rapports des poids secs aux poids frais sont en progression constante depuis la fin de l'été jusqu'au printemps et cela quel que soit l'âge de l'organe foliacé; les nombres sont sensiblement égaux pour les deux espèces considérées. Ce fait paraît être la conséquence du ralentissement considérable de l'absorption par les racines sous l'influence du froid, comme l'a démontré Mazé, du vieillissement des organes et de l'enrichissement en principes hydrocarbonés des tissus chlorophylliens.

2° Les feuilles persistantes de *Lierre* et de *Laurier-cerise* suivent exactement les mêmes lois de variations quant aux différentes catégories de sucres solubles; maximum en hiver (Janvier) minimum en Septembre; mais les feuilles de *Lierre* contiennent en hiver des quantités beaucoup plus considérables de sucres non réducteurs à base de lévulose; mêmes considérations pour les glucosides qui présentent un maximum en automne, un minimum en hiver, un nouveau maximum lorsque la végétation est en pleine activité, en été.

3° Quant à l'amidon et aux polysaccharides en général, les résultats sont sensiblement différents. Les variations sont parallèles et de même sens; mais tandis que l'amidon en particulier, chez les feuilles de *Lierre*, diminue constamment à partir de Septembre et disparaît même complètement en hiver, ce polysaccharide, chez le *Laurier-cerise*, reste en quantité sensiblement constante pendant l'automne et l'hiver avec un léger minimum au moment des grands froids, ce qui confirme les recherches microchimiques d'Arbaumont sur les feuilles de ces mêmes plantes. Au printemps, les granulations amyliques s'accumulent rapidement et cela jusqu'en Mai pour le *Lierre*

et en Juin pour le *Laurier-cerise*, époques auxquelles il se produit dans les deux cas une chute brusque de la courbe représentative des variations de ce polysaccharide. Etant donné les différences du mode de végétation à cette époque par suite de l'apparition de l'écran vert formé par les feuilles des arbres surmontant le massif de *Lierre*, on s'explique aisément la différence de date où le maximum en amidon est atteint dans les deux sortes de feuilles.

4° Si on considère maintenant l'ensemble des sucres insolubles, les résultats sont sensiblement différents suivant que l'on envisage le nombre de feuilles ou le poids sec, au moins dans l'intervalle de temps Août-Janvier. Les résultats rapportés à 1000 feuilles pour le *Lierre*, à 100 feuilles pour le *Laurier-cerise*, indiquent la persistance de ces sucres en quantité sensiblement constante pendant la période envisagée dans les organes foliaires du *Laurier-cerise*, et au contraire une diminution notable de ces mêmes substances, dans le même temps, chez les feuilles de *Lierre*; à partir de Janvier, ces différences disparaissent et les variations deviennent dès lors de même sens. Les résultats rapportés à 100 gr. de substance sèche aboutissent dans les deux cas à une similitude complète; maximum en Septembre, minimum en Décembre, maximum en Avril avec la même descente brusque de la courbe jusqu'en Juillet. On obtient les mêmes résultats discordants dans la considération des chiffres se rapportant à la totalité des sucres dans les deux sortes de tableaux. Si l'on se reporte aux tableaux où les résultats sont rapportés à 1000 feuilles pour le *Lierre*, à 100 feuilles pour le *Laurier-cerise*, on constate un accroissement continu de la totalité des sucres chez le *Lierre* de Juin à Avril avec quelques faibles oscillations en Mars et Octobre; puis il se produit une diminution rapide de Mai à Juin. Le même fait se reproduit pour le *Laurier-cerise*, avec cette différence toutefois que l'accroissement persiste jusqu'en Juin et que le minimum a lieu en Septembre.

CHAPITRE IV

CONCLUSIONS

Les feuilles des végétaux à feuilles persistantes se déshydratent progressivement à l'approche de l'hiver, vraisemblablement par réduction de l'absorption. Les travaux de Mazé (1) établissent en effet que cette fonction est supprimée presque instantanément aux environs de 0°. Il en résulte une concentration plus élevée du suc cellulaire, tout au moins en hydrates de carbone solubles. Cette accumulation de sucres simples en hiver dans le parenchyme foliaire peut être attribuée à des causes multiples et variées. Tout d'abord, comme le végétal se trouve placé à cette époque dans de mauvaises conditions de végétation, il y a par suite prépondérance des diastases hydrolysantes sur les diastase de synthèse et par conséquent formation de sucres simples aux dépens des sucres complexes. Mais la masse totale des sucres solubles étant en disproportion par rapport à la quantité de polysaccharides disparue, il est évident qu'on ne saurait attribuer à cette seule cause la production d'une aussi grande quantité d'hydrates de carbone à poids moléculaire faible, surtout en sucres à base de lévulose plus ou moins voisins du saccharose. Or la présence de ce dernier est intimement liée à l'activité de la fonction chlorophyllienne ; les feuilles continuent donc d'assimiler en hiver, très faiblement il est vrai, mais comme la fonction respiratoire est beaucoup plus sensible à l'influence de l'abaissement de température que la synthèse chlorophyllienne, la production de sucre l'emporte donc sur la destruction par l'oxygène. Dans ces conditions, l'activité du parenchyme assimilateur ne doit pas s'exercer avec la même énergie qu'à la température normale ; il s'établit un régime de synthèse faible, limitée à une condensation intermédiaire entre le glucose et l'amidon, c'est-à-dire aboutissant à des sucres à

(1) MAZÉ. *Les échanges nutritifs chez les végétaux*. C. R. Ac. Sc., Paris, CLIX, pp. 809-811.

petite molécule, solubles, dédoublables par l'invertine et plus ou moins voisins du saccharose.

L'absorption étant nulle ou tout au moins très affaiblie, les échanges osmotiques ne sont plus possibles, le courant migrateur se trouve arrêté, d'où accumulation de sucres solubles dans les feuilles.

Il semble donc que le froid, dont l'influence hydrolysante sur l'amidon et l'inuline est nettement établie, est sans action sur le saccharose ou ses isomères.

Des recherches actuellement en cours sur les tubercules de *Pomme de terre* soumis à de basses températures m'amèneraient aux mêmes conclusions. Ces résultats paraissent à première vue en opposition avec les conclusions de Saillard (1) dans ses recherches sur les *Betteraves*, où l'auteur démontre que les tubercules altérés par le froid sont ceux qui contiennent le plus de sucres réducteurs et le moins de saccharose. Cette contradiction n'est qu'apparente et la destruction du dissaccharide n'est en aucune façon l'effet direct des basses températures.

Les racines considérées ont subi le gel et le dégel et, à la suite de l'élévation de température, il s'est produit des fermentations multiples aboutissant en particulier à la production d'acides. Or le saccharose est très sensible à l'action de ces derniers et, comme le reconnaît Saillard lui-même, l'inversion du sucre ne doit pas être imputée au froid, mais aux acides organiques de fermentation.

La similitude des lois de variation de l'amidon et des glucosides, ces derniers renfermant une forte proportion de substances mucilagineuses ou tout au moins de pentosanes, la coïncidence parfaite des maxima de printemps et des minima d'hiver pour ces deux groupes de substances, paraît établir une certaine relation entre la présence de ces composés carbonés et l'assimilation chlorophyllienne.

Quant aux hydrates de carbone à grosse molécule, ils restent en quantité sensiblement constante dans les feuilles persistantes étudiées pendant l'été et l'automne; c'est l'époque de l'édification des réserves dans la tige et les racines et la totalité des sucres résultant

(1) SAILLARD. *Dosage du saccharose dans les Betteraves ayant subi le gel et le dégel*. C. R. Ac. Sc., Paris T. CLX, pp. 360-363.

de la synthèse chlorophyllienne (sauf bien entendu la petite quantité nécessaire à l'entretien de la vie des parenchymes de la plante) vient s'accumuler dans les organes vivaces du végétal.

En hiver, l'amidon disparaît totalement des feuilles (*Lierre*) ou persiste en quantité assez considérable même par les froids les plus rigoureux (*Laurier-cerise*); il semble par suite que l'hydrolyse partielle ou totale de l'amidon à cette époque n'est pas le simple fait de l'abaissement de température.

Au printemps, il y a régénération ou augmentation rapide des composés amylacés, et chez le *Lierre* en particulier dans une forte proportion, les feuilles ne paraissant pas se ressentir de la forte consommation de la plante en hydrates de carbone résultant du développement des jeunes organes; dans ce cas, ce sont surtout les réserves accumulées dans la tige et la racine, comme l'a établi Leclerc du Sablon, qui sont utilisées.

A partir de Juin, pour le *Lierre* (on a vu pour quelles raisons), dès Juillet pour le *Laurier-cerise*, les polysaccharides en général et l'amidon en particulier, sont en régression dans les feuilles. Ces substances sont solubilisées en partie et vont contribuer : 1° à la reconstitution des réserves dans la tige et la racine; 2° à la maturation des fruits. Les feuilles tombent à ce moment, à leur taux minimum en sucres simples et complexes, ce qui semblerait paradoxal, étant donné l'activité de la végétation au début de l'été dans la région parisienne.

En somme, les lois générales de variation des substances hydrocarbonées établies par Fischer et Leclerc du Sablon pour la tige et la racine s'appliquent aussi dans leurs grandes lignes pour les feuilles, mais avec des caractères beaucoup moins accusés et quelques oscillations, ce qui s'explique par ce fait que les feuilles; contrairement à ce qui a lieu pour la racine et surtout pour la tige, ne jouent qu'exceptionnellement le rôle d'organes de réserve. Cependant cette dernière fonction apparaît nettement au printemps.

TROISIÈME PARTIE

FEUILLES DES PLANTES ANNUELLES

Les analyses ont porté sur deux espèces :

- 1° Sur des feuilles de *Phaseolus vulgaris*.
- 2° — *Pisum sativum*.

CHAPITRE PREMIER

PHASEOLUS VULGARIS

Le Haricot à rames que j'ai étudié est une plante annuelle à végétation rapide dont les feuilles passent par les mêmes phases de coloration, et se détachent de la même façon que les mêmes organes des arbres à feuilles caduques. Comme les feuilles de ce végétal sont de plus en plus jeunes au fur et à mesure que l'on se rapproche du bourgeon terminal (à tel point qu'il se forme encore de nouvelles feuilles à l'extrémité de la tige tandis que les plus rapprochées de l'axe hypocotylé jaunissent et tombent), les récoltes ont toujours été effectuées au même niveau, à un mètre environ au-dessus du sol. De cette façon, chaque lot de feuilles est constitué par des organes ayant sensiblement le même âge.

Les caractéristiques présentées par chaque récolte sont les suivantes :

Récolte du 6 Août. — Début de la floraison. Les feuilles sont adultes et d'un vert foncé.

Récolte du 2 Septembre. — Les gousses ont atteint leurs dimensions normales, mais la graine est à peine indiquée. Les feuilles choisies sont entièrement vertes.

Récolte du 23 Septembre. — Les feuilles commencent à jaunir; j'ai choisi des feuilles qui ne sont ni jaunes, ni vertes, mais présentant une coloration intermédiaire entre le jaune et le vert. Les gousses sont encore vertes; les graines, quoique d'une consistance un peu molle, ont atteint leurs dimensions définitives.

Récolte du 10 Octobre. — Les feuilles sont entièrement jaunes et sur le point de tomber; une faible traction suffit à les détacher; les feuilles cueillies sont des feuilles entièrement jaunes; les fruits sont mûrs; la gousse commence à se dessécher et les graines sont consistantes.

TABLEAU X
FEUILLES DE HARICOT RAMÉ

A. — RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 1000 FOLIOLES

DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL		SUCRES- SOLUBLES DANS L'EAU DEXTRINES	TOTAL.	GLUCOSIDES	SUCRES INSOLUBLES				TOTAL DES SUCRES SOLUBLES ET INSOLUB.	POIDS SEU DE 100 FOLIOLES	
	Réducteurs	Non réduct.				AMIDON	Amyloïde	HÉMICEL- LULOSES	Celluloses facilement hydrolysables			
6 Août <i>f. vertes</i>	3, 840	3, 552	0, 336	7, 728	13, 920	12, 680	2, 400	1, 600	1, 320	18, 000	39, 618	166, 372
2 Sept. <i>f. vertes</i>	8, 640	4, 410	0, 730	13, 780	17, 080	17, 200	3, 250	1, 700	1, 410	23, 560	54, 120	201, 250
23 Sept. <i>f. vert.-jaun.</i>	5, 040	6, 960	0, 500	12, 500	16, 340	11, 800	4, 440	1, 800	1, 950	19, 290	48, 130	216, 960
13 Oct. <i>f. jaunes</i>	3, 420	4, 560	0, 450	5, 430	14, 090	2, 600	3, 600	1, 850	2, 100	10, 450	26, 370	159, 070

B. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GRAMMES DE SUBSTANCES SÈCHE

D. — RESULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GRAMMES DE SUBSTANCES SÈCHE.												Rapport du poids sec au poids frais.
6 Août <i>f. vertes</i>	2, 308	2, 135	0, 202	1, 645	8, 336	7, 621	1, 442	0, 961	0, 793	10, 818	23, 798	0, 163
2 Sept. <i>f. vertes</i>	4, 293	2, 037	0, 362	6, 692	8, 000	8, 546	1, 615	0, 845	0, 706	11, 712	26, 404	0, 187
29 Sept. <i>f. vert-jaun.</i>	2, 323	3, 207	0, 230	5, 760	7, 531	5, 439	2, 050	0, 830	0, 900	9, 219	22, 510	0, 168
13 Oct. <i>f. jaunes</i>	1, 961	0, 981	0, 283	3, 225	6, 971	4, 634	2, 263	1, 163	1, 383	6, 443	16, 639	0, 139

Le tableau X résume les analyses qui ont été rapportées :

1° à 1000 folioles : partie A.

2° à 100 gr. de substance sèche : partie B.

Les résultats sont d'ailleurs sensiblement les mêmes.

L'examen du tableau X (A) permet de tirer les conclusions suivantes :

1° Les sucres réducteurs, non réducteurs et tous les sucres solubles en général subissent la même loi de variation ; ils augmentent d'une façon continue jusqu'en Septembre et diminuent ensuite rapidement jusqu'à la chute des feuilles. Cependant, tandis que les sucres solubles autres que les sucres à base de lévulose atteignent leur maximum dès les premiers jours de Septembre, les sucres non réducteurs sont au maximum seulement à la fin du même mois.

2° Les sucres complexes, glucosides et amidon, subissent des variations parallèles et de même sens que les monosaccharides ; ils atteignent leur maximum dès les premiers jours de Septembre, ne subissent qu'une diminution relativement faible du 3 au 23, puis il se produit une diminution rapide, surtout pour l'amidon, pendant les derniers jours de la végétation. On peut faire des considérations de même ordre pour la totalité des sucres insolubles et pour le total général des sucres ; en particulier ce dernier devient, à la fin de la végétation, la moitié de ce qu'il était auparavant.

3° Les amyloïdes, hémicelluloses et, d'une façon générale, les polysaccharides de condensation supérieure à celle de l'amidon, paraissent se comporter comme le saccharose, mais, sur la fin de la végétation, ces composés hydrocarbonés présentent une légère augmentation.

4° Le poids sec des feuilles est en progression continue jusqu'à la fin de Septembre, il diminue ensuite rapidement. Le rapport poids sec/poids frais passe par un maximum au commencement du même mois ; il s'affaiblit ensuite jusqu'au dépérissement complet du végétal.

Les résultats précédents, rapprochés des caractéristiques que présente la plante aux époques correspondantes, vont permettre de

donner une explication rationnelle des faits qui viennent d'être énumérés.

On sait que les organes reproducteurs sont le siège d'une respiration intense ; la forte consommation de principes hydrocarbonés qui s'ensuit, ces derniers provenant en majeure partie des feuilles, explique dans une certaine mesure la faible teneur de ces organes en sucres solubles au moment de la floraison. Une autre cause possible de la faible teneur des feuilles en hydrates de carbone solubles serait la mise en réserve provisoire d'une partie de ces principes par condensation dans la racine, la tige ou même les feuilles. Je reviendrai plus loin sur cette question.

Les jeunes gousses ne paraissent pas utiliser pour leur développement les réserves hydrocarbonées des feuilles. En effet, à l'époque où ces organes ont atteint leurs dimensions définitives, mais où la graine est à peine indiquée, les feuilles atteignent leur taux maximum en sucres à petite molécule, et en polysaccharides de réserve, quoique les conditions de végétation soient moins favorables en Septembre qu'en Août. Ou bien le développement des fruits s'effectue aux dépens des réserves accumulées dans les tiges et les racines pendant les premières phases du développement, ou bien la fonction chlorophyllienne qui s'exerce dans ces organes est assez intense pour suffire à la consommation ternaire de l'appareil reproducteur. J'essaierai, dans le prochain chapitre, d'élucider cette question. Avec l'apparition des graines les choses changent radicalement. Ces dernières sont le siège d'une condensation énergétique des principes nutritifs et en particulier des composés sucrés, dont l'influence doit se faire sentir jusque dans les organes les plus profonds du végétal et à plus forte raison sur les feuilles. Celles-ci continuent à assimiler, mais l'équilibre précédemment établi entre la production et la consommation des sucres est rompu en faveur de cette dernière, par suite et de la disparition graduelle de la chlorophylle, et de l'approche de la mauvaise saison (abaissements de la température et de la luminosité). Cette rupture d'équilibre ne fait que s'accroître davantage, les feuilles se vident peu à peu des réserves qui étaient accumulées dans le limbe à la floraison, si bien qu'au moment de leur chute, elles ne contiennent plus dans leur parenchyme que de faibles quantités de réserves ternaires.

L'examen du tableau X (B) où les résultats des analyses sont

rapportés à 100 gr. de substance sèche, me conduirait sensiblement aux mêmes conclusions. On voit que les feuilles vertes diffèrent essentiellement des feuilles jaunes au point de vue de leur composition carbonée, par une plus forte proportion de polysaccharides de réserve.

Les variations parallèles et de même sens des glucosides et de l'amidon paraissent confirmer les conclusions relatives à la première catégorie de ces substances données à propos des feuilles persistantes et qui tendaient à faire considérer ces composés comme des réserves, résultant de l'activité chlorophyllienne au même titre que l'amidon.

En somme, chez le Haricot ramé, il y a accumulation des principes hydrocarbonés dans les feuilles depuis la floraison jusqu'au moment où les gousses ont atteint leurs dimensions définitives, mais où les graines sont à peine indiquées; puis les réserves diminuent rapidement, sans doute au profit de la graine et aussi par l'affaiblissement qui va jusqu'à la disparition complète de la synthèse chlorophyllienne et la persistance des combustions respiratoires. Cependant les feuilles ne se vident jamais complètement et les feuilles jaunes tombées, quoiqu'appauvries en sucres, en contiennent encore des quantités très appréciables, allant jusqu'au 1/6 de leur poids sec.

CHAPITRE II

PISUM SATIVUM

Le *Pois*, comme le *Haricot*, est une plante annuelle à évolution rapide caractérisée par ce fait, que les feuilles arrivées à leur dernier stade de développement jaunissent et se dessèchent sur la plante même.

Contrairement à ce qui se passe chez les plantes étudiées jusqu'ici, il n'y a pas formation d'assise séparatrice et, par suite, pas de chute des feuilles. C'est donc un cas intéressant à étudier.

Les feuilles choisies aussi identiques que possible, étaient toujours des feuilles adultes, dont les deux folioles supérieurs étaient transformés en vrilles. Les feuilles ont toujours été cueillies au même niveau.

Récolte du 2 Juin. — Début de la floraison.

Récolte du 2 Juillet. — Fruits bien développés, mais non entièrement mûrs ; les feuilles inférieures sont entièrement jaunes ; j'ai choisi des feuilles vertes.

Récolte du 16 Juillet. — Les fruits sont en pleine maturité ; les feuilles entièrement jaunes ou desséchées ; on a choisi des feuilles jaunes.

Récolte du 18 Juillet. — Feuilles entièrement desséchées à l'exception de quelques feuilles encore jaunes ; j'ai cueilli des feuilles desséchées.

Le tableau XI donne le résultat des analyses.

A l'examen de ce tableau on voit que :

1° Tous les sucres solubles ainsi que les glucosides et l'amidon, atteignent leur maximum dans les feuilles vertes au stade qui correspond, dans le développement de la plante, à la formation des fruits, ceux-ci n'ayant pas encore atteint leur complet développe-

TABLEAU XI
FEUILLES DE *POIS RAMÉ*, Variété "Téléphone"

A. — RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 100 FEUILLES STIPULÉES												
DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL			SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU DEVRINES	TOTAL	GLUCOSIDES	SUCRES INSOLUBLES			TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.	POIDS SEC DE 100 feuilles	
	Réducteurs	Non Réduct.	Totalité des subst. solubles dans l'alcool				AMIDON	HÉMIGEL- LUCOSES	Celluloses facilement hydrolys.			
2 Juin <i>f. vertes</i>	8,896	4,864	16,172	0,140	13,900	2,400	1,600	0,940	0,560	4,580	20,580	54,820
2 Juillet <i>f. vertes</i>	11,440	5,040	25,140	0,180	26,660	3,160	0,800	2,540	0,680	5,180	35,000	71,420
16 Juil. <i>f. jaunes</i>	3,864	0,936	6,310	0,080	4,880	3,240	0,400	1,880	0,740	3,528	11,648	36,080
18 Juet <i>f. desséchées</i>	0,760	0,140	1,612	0,068	0,968	2,400	traces (provi- ent des cellules tomatiques)	2,700	0,720	4,820	8,488	38,304

B. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GRAMMES DE SUBSTANCE SÈCHE												
	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL			SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU DEVRINES	TOTAL	GLUCOSIDES	SUCRES INSOLUBLES			TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.	POIDS SEC au poids frais	
	Réducteurs	Non Réduct.	Totalité des subst. solubles dans l'alcool				AMIDON	HÉMIGEL- LUCOSES	Celluloses facilement hydrolys.			
2 Juin <i>f. vertes</i>	16,227	8,873	29,500	0,255	25,355	3,830	2,918	2,700	1,714	4,021	37,538	0,433
2 Juillet <i>f. vertes</i>	15,372	6,772	33,800	0,242	22,386	4,246	1,075	3,413	1,558	0,914	33,592	0,213
16 Juet <i>f. jaunes</i>	10,709	2,595	17,600	0,222	13,526	9,000	1,408	5,120	2,051	1,408	10,187	0,172
8 Juet <i>f. desséchées</i>	2,000	0,366	4,200	0,177	2,543	6,266	traces	7,050	3,655	1,880	12,585	?

Rapport
du poids
sec au
poids frais

ment. Les hydrates de carbone à petite molécule, les glucosides et l'amidon, diminuent ensuite rapidement dans la première quinzaine de Juillet en même temps que les graines mûrissent et il n'en reste plus que de faibles quantités dans les feuilles desséchées. Dans ces dernières, en effet, les réactions microchimiques ne décèlent l'amidon que dans les cellules stomatiques, ce qui explique la présence de traces de maltose dans les extraits provenant de l'hydrolyse de ces feuilles.

2° La totalité des substances solubles dans l'alcool suit la même loi de variation.

3° Quant aux sucres à poids moléculaire élevé, amyloïdes et celluloses de réserve, ils subissent des variations sensiblement inverses de celles des sucres solubles et de l'amidon ; les feuilles desséchées paraissent contenir en effet une plus forte proportion de ces polysaccharides, que les feuilles vertes.

4° D'une façon générale, les sucres insolubles et la totalité des sucres sont au maximum, dans les feuilles vertes, à l'époque qui précède la maturité des fruits.

5° Si l'on établit le rapport poids sec/poids frais pour chaque récolte, on voit que ce quotient croît d'abord, passe par un maximum à l'époque qui précède la maturité des graines, dans les feuilles vertes, et décroît ensuite jusqu'à la fin de la végétation.

En rapportant les résultats des analyses à 100 gr. de substance sèche on obtient des nombres très différents :

1° Toutes les espèces de sucre, jusqu'à l'amidon inclusivement, disparaîtraient progressivement dans les feuilles depuis l'époque de la floraison jusqu'au dépérissement complet de la plante.

2° Les polysaccharides supérieurs, amyloïdes et hémicelluloses de réserve, suivraient une loi de variation inverse et s'accumuleraient au contraire dans les feuilles au fur et à mesure que la plante vieillit et cela jusqu'à la mort du végétal ; même loi de variation pour les sucres insolubles et la totalité des sucres.

On a vu précédemment, à propos des travaux de Wehmer, quelle était l'origine d'une pareille contradiction dans les résultats, suivant que ceux-ci sont rapportés au nombre de feuilles ou à 100 gr. de

substance sèche. Je me contenterai de faire remarquer qu'en acceptant les résultats du tableau XI (B), on supprime la cause d'erreur pouvant provenir de la difficulté de choisir des feuilles de *Pois* absolument identiques entre elles ; mais d'un autre côté, en plus des inconvénients déjà signalés, on s'explique mal le maximum pour les feuilles vertes du 2 Juillet du rapport poids sec/poids frais.

Au contraire les résultats du tableau A concordent parfaitement avec ce maximum. Il s'ensuit donc que les feuilles de *Pois* présentent leur plus grande teneur en sucres solubles et insolubles dans la période comprise entre la floraison et la maturité des fruits, les feuilles vertes étant toujours plus riches en les différentes sortes de principes hydrocarbonés que les feuilles jaunes. Dans le *Pois*, il y aurait donc une mise en réserve dans les feuilles, moins accusée toutefois que chez le *Haricot*, sans doute à cause de ce fait que chez la première de ces *Légumineuses* les feuilles ont été cueillies à une époque où les graines, quoique n'ayant pas atteint leur maturité, étaient cependant bien développées et où, par suite, les réserves des feuilles avaient déjà commencé leur migration vers la graine.

Donc, en même temps que la chlorophylle disparaît, les hydrates de carbone entrent aussi en régression, à l'exception toutefois des sucres fortement condensés, amyloïdes et celluloses de réserve, qui paraissent s'accumuler dans les feuilles jusqu'à la dessiccation complète de ces organes. Même après le jaunissement avancé, le départ des hydrates de carbone continue et devient même très rapide ; cette disparition des sucres, sur la fin de la vie de la feuille, s'explique par l'absence d'assise séparatrice dans l'espèce considérée. La disparition des composés hydrocarbonés n'est jamais totale et les feuilles desséchées contiennent encore le $\frac{1}{5}$ de leur poids sec en réserves sucrées.

CHAPITRE III

I. COMPARAISON ENTRE LES FEUILLES DE HARICOT ET DE POIS

Il ressort de l'étude qui vient d'être faite sur les feuilles de *Pois* et de *Haricot*, que ces plantes paraissent emmagasiner dans leurs feuilles, entre l'époque de la floraison et du développement des graines, une quantité assez considérable de sucres simples et complexes. Ces réserves ne sont d'ailleurs que transitoires ; au moment du développement des graines, elles passent dans ces organes si bien que, dès ce moment, les feuilles vont s'appauvrissant de plus en plus en principes hydrocarbonés par accélération intensive de la migration, par régression de la synthèse chlorophyllienne et cela jusqu'à leur complet dépérissement. Les feuilles jaunes sont toujours moins riches en sucres solubles que les feuilles vertes de la même espèce ; le même fait se produit pour l'azote comme l'a établi Molliard (1) sur les feuilles de *Pois*. La teneur en eau est minima dans les feuilles vertes à l'époque qui précède immédiatement la maturité des graines ; elle augmente ensuite jusqu'à la fin de la végétation. A ce moment, les feuilles de *Pois*, comme celles de *Haricot*, contiennent encore d'assez fortes proportions de sucres solubles et insolubles et paraissent même plus riches en celluloses de réserve.

Il y a donc similitude complète dans l'évolution des feuilles des deux plantes annuelles considérées, la seule différence résidant dans ce fait purement anatomique, que tandis que les folioles de *Haricot* arrivés à leur terme final, se détachent de la plante et tombent après le jaunissement, les feuilles de *Pois* ne formant pas de méristème séparateur, restent adhérentes au végétal et se dessèchent sur la plante même.

L'absence de toute assise séparatrice dans le pétiole permet la migration plus complète des principes hydrocarbonés vers la graine

(1) MOLLIARD, *Loc. cit.*, p. 285

et il doit se produire sur la fin de la végétation du Pois un phénomène analogue à ce qui se passe dans le *Blé*, mis en javelle, fait signalé par Pierre en ce qui concerne les réserves azotées.

2. COMPARAISON ENTRE LES FEUILLES DES PLANTES ANNUELLES ET DES PLANTES VIVACES A FEUILLES CADUQUES

Les feuilles appartenant soit à des plantes annuelles, soit à des végétaux vivaces à feuilles caduques, offrent, quant aux principes hydrocarbonés, des variations de même nature ; après avoir passé par un maximum les sucres simples et complexes diminuent progressivement jusqu'à la fin de la végétation. Mais l'époque du maximum et sa nature varient suivant l'espèce de plante considérée, et par suite il y a lieu de distinguer les trois maxima correspondant :

- 1° aux sucres réducteurs et solubles
- 2° aux sucres insolubles
- 3° à la totalité des sucres.

1° Chez les plantes vivaces à feuilles caduques, le maximum en sucres solubles est corrélatif du jaunissement automnal ; la disparition de la chlorophylle s'accompagne chez ces végétaux d'une digestion très nette des polysaccharides complexes et d'une accumulation de sucres à petite molécule, dans le parenchyme foliaire.

Les feuilles des plantes annuelles ne présentent pas ce caractère. Le maximum de leur richesse en sucres solubles et insolubles a lieu simultanément à l'époque qui précède immédiatement la maturation des graines, celles-ci étant à peine indiquées, et dès ce moment les sucres solubles et les formes de réserve (exception faite des celluloses) diminuent régulièrement jusqu'à la fin de la végétation ; il s'ensuit que les feuilles jaunes sont moins riches en sucres solubles que les feuilles vertes correspondantes.

Ces résultats ne sont pas limités aux principes hydrocarbonés et les mêmes conclusions relatives aux feuilles jaunes peuvent être appliquées aux substances azotées, comme il résulte des analyses de Molliard (1) portant sur les feuilles de *Fagus silvatica* et de *Pisum sativum*.

On peut donc généraliser et conclure que les substances orga-

(1) MOLLIARD, *Loc. cit.*, p. 287.

niques solubles des feuilles évoluent différemment sur la fin de la végétation, suivant que l'on considère ces organes chez les plantes annuelles ou chez les plantes vivaces à feuilles caduques. Tandis que chez les premières les principes organiques solubles disparaissent progressivement jusqu'à la fin de la végétation, ces mêmes substances s'accumulent au contraire dans les feuilles des plantes vivaces, si bien que leurs feuilles jaunes sont plus riches en composés organiques à petite molécule que leurs feuilles vertes.

CHAPITRE IV

MIGRATION DES HYDRATES DE CARBONE

CHEZ LES PLANTES ANNUELLES

Des haricots nains (*Phaseolus vulgaris*, variété Soissons) ont été semés en Juillet au Jardin du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau. La variété choisie donne des gousses nombreuses et par suite convient mieux que toute autre à l'étude du phénomène que je me suis proposé d'étudier. Les récoltes ont été effectuées au milieu de la journée ; les plantes arrachées avec précaution ont été transportées à Paris et fixées dans l'alcool exactement vingt-quatre heures après. Pour cela, la racine était sectionnée à la hauteur du collet et mise à part ainsi que les folioles. Le traitement alcoolique préliminaire a donc porté sur les trois sortes d'organes suivants :

- 1° sur les racines,
- 2° sur les tiges et pétioles des feuilles et folioles,
- 3° sur le limbe des folioles,
- 4° sur les gousses,
- 5° sur les graines.

Les témoins correspondants ont été mis à l'étuve à 100-105°.

Voici dans quelles conditions ont été effectuées les récoltes :

1° *Récolte du 6 Août.* — Les plantes étaient en fleurs ; les feuilles avaient atteint leur taille définitive. Les feuilles et les fleurs ont été analysées ensemble.

2° *Récolte du 2 Septembre.* — Les gousses avaient atteint leur taille normale ; les graines à peine indiquées ont été analysées avec les gousses.

3° *Récolte du 23 Septembre.* — Les feuilles commencent à jaunir ; quelques-unes sont même complètement décolorées. Les gousses sont entièrement vertes, à l'exception de quelques rares spécimens qui sont jaunes. Les graines se séparent facilement, mais

n'ont pas encore atteint leur maturité. Les gousses vertes ont été séparées des graines.

4° *Récolte du 13 Octobre.* — Les feuilles sont entièrement jaunes sauf quelques-unes peu nombreuses qui sont encore vertes. Il en est de même pour les fruits ; les fruits verts ont été éliminés ; les grains arrivés à maturité ont été séparés des gousses jaunes. La plante commence à se dessécher.

Les résultats des analyses sont résumés dans les tableaux suivants, où ils sont rapportés :

1° à 100 gr. de substance sèche,

2° à 100 gr. de substance fraîche.

1. Racines.

GLUCOSE PAR 100 GR. DE SUBSTANCE SÈCHE	}	1° <i>Récolte du 6 Août.</i> . .	1,328
		2° — <i>du 2 Septembre.</i>	1,147
		3° — <i>du 23 Septembre.</i>	1,283
		4° — <i>du 13 Octobre.</i> . .	0,965

On voit que la quantité de glucose est maxima au moment de la floraison ; les sucres simples restent ensuite en quantité sensiblement constante jusqu'à l'époque qui précède immédiatement la maturation des graines et diminue ensuite jusqu'à la fin de la végétation.

Il serait intéressant de connaître les lois de variation des autres principes hydrocarbonés, ce que je me propose de faire dans une étude postérieure. Les sucres à petite molécule n'existent donc qu'en faible quantité dans les organes souterrains de cette *Légumineuse*, surtout à la fin de la végétation.

2. Tiges et pétioles.

Le tableau XII (A) donne les résultats des analyses rapportés à 100 gr. de substance sèche ; le tableau XII (B), les résultats des mêmes analyses rapportés à 100 gr. de substance fraîche. La comparaison de ces deux tableaux établit que les variations des hydrates de carbone sont sensiblement identiques dans les deux cas. Cependant la dernière récolte est en discordance très nette ; cela tient à ce que les organes récoltés à cette époque ont subi un commencement de dessiccation, ce qui entraîne un taux élevé en principes sucrés

TABLEAU XII
IARICOT NAIN Variété " Soissons "

ANALYSES AYANT PORTÉ SUR LES TIGES ET LES PÉTIOLÉS DES FEUILLES

A. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GR. DE SUBSTANCE SÈCHE

DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL			SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU DEXTRINES	TOTAL	GLYCOSIDES	SUCRES INSOLUBLES				TOTAL DES SUCRES Insolubles	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB	RAPPORT DU POIDS SEC AU POIDS FRAIS
	Réducteurs	Non Réduct.	Non décolorés par l'invertine non traités par l'acétate de Plomb.				AMIDON	AMYLOIDES	HEMCEL- LULOSES	Celluloses facilement hydrolysables			
6 Août	7, 390	3, 540		0, 215	11, 145	8, 527	traces	4, 396	2, 620	1, 895	8, 753	28, 425	
2 Sept ^{bre}	8, 043	3, 438		0, 162	11, 643	10, 000	5, 435	3, 000	1, 918	1, 323	11, 646	33, 289	
23 —	4, 700	2, 350	0	0, 186	7, 236	11, 567	2, 768	4, 142	3, 059	1, 882	10, 865	29, 685	
13 Oct ^{bre}	2, 318	2, 400	0	0, 290	4, 908	11, 256	0, 580	4, 589	3, 285	2, 070	7, 153	23, 317	

B. — RÉSULTATS DES ANALYSES RAPPORTÉS A 100 GR. DE SUBSTANCE FRAICHE

6 Août	1, 114	0, 534	0	0, 032	1, 680	1, 286	traces	0, 602	0, 395	0, 286	1, 343	3, 309	0, 151
2 Sept ^{bre}	1, 821	0, 778	0	0, 036	2, 638	2, 265	1, 220	0, 677	0, 433	0, 300	2, 630	7, 533	0, 226
23 Sept ^{bre}	0, 916	0, 473	0	0, 038	1, 457	2, 327	0, 555	0, 828	0, 612	0, 373	2, 368	6, 152	0, 203
13 Oct ^{bre}	0, 612	0, 610	0	0, 075	1, 327	2, 920	0, 150	1, 190	0, 850	0, 537	2, 727	6, 974	0, 261

pour les résultats rapportés à 100 gr. de substance fraîche. On considérera donc seulement les résultats du tableau A.

1° Les sucres réducteurs augmentent légèrement pendant le laps de temps qui s'écoule de la floraison à la formation des fruits ; ils diminuent ensuite rapidement pendant le développement des graines et, à la fin de la végétation, la proportion de ces sucres tombe au $\frac{1}{4}$ de ce qu'elle était primitivement.

2° Les sucres non réducteurs dédoublables par l'invertine présentent leur maximum à l'époque de la floraison ; leur proportion s'affaiblit ensuite jusqu'à l'évolution complète de la plante, d'abord très légèrement, ensuite plus rapidement, pendant le développement des graines.

3° La forte proportion de dextrines sur la fin de la végétation doit être en rapport avec la digestion de l'amidon.

4° Les sucres simples existent dans la tige en proportion assez considérable qui peut atteindre le $\frac{1}{10}$ du poids sec ; cette proportion reste sensiblement constante jusqu'à l'époque du développement des graines avec un léger maximum à ce moment ; elle diminue ensuite rapidement jusqu'à la mort de la plante.

5° Les glucosides sont en progression continue depuis la floraison jusqu'à la période qui précède immédiatement la maturité ; à partir de cette époque, ils paraissent en régression à peine accusée.

6° L'amidon se comporte dans ses variations comme les sucres réducteurs avec un maximum très net et rapide à l'époque qui précède immédiatement le développement des graines ; puis ce sucre de réserve diminue régulièrement jusqu'à la fin de la végétation ; il est à noter qu'à ce moment, les tiges en contiennent encore des proportions qui sont loin d'être négligeables.

7° Les polysaccharides supérieurs (amyloïdes et celluloses de réserve) présentent des variations de même sens et inverses de celles de l'amidon. Ces principes hydrocarbonés, au minimum en Septembre, augmentent ensuite régulièrement jusqu'à la fin de la végétation. Cependant le sens des variations des sucres insolubles et au total n'en est pas modifié pour cela, et se trouve être celui des sucres réducteurs.

L'explication des faits que je viens d'énumérer est facile à donner.

Comme je l'ai déjà fait remarquer à propos de l'étude des feuilles des plantes annuelles il se produit, dans les premières phases de l'évolution du végétal, jusqu'à la formation des graines, une accumulation de sucres solubles et insolubles aussi bien dans la racine que dans les tiges des plantes considérées. Les racines paraissent se saturer de sucres les premières, puis c'est le tour de la tige où il se produit, entre la floraison et le développement des graines, une mise en réserve très importante de principes sucrés simples et complexes. D'après ce qu'on a vu déjà à propos des feuilles annuelles, le même fait se produit pour les organes foliacés. En Septembre, en effet, l'évolution des jeunes organes est terminée, et quoique les conditions de synthèse soient moins favorables qu'en Août, la presque totalité des sucres formés par les parenchymes chlorophylliens est mise en réserve dans les organes végétatifs de la plante, à l'exception d'une certaine quantité utilisée pour la nutrition générale des cellules vivantes. Mais dès que les graines entrent dans leur phase de développement, les réserves hydrocarbonées de la tige s'épuisent vite, l'amidon plus rapidement encore que les sucres simples; ces composés hydrocarbonés doivent émigrer dans les graines qui jouent le rôle de condenseur non seulement pour les sucres résultant de l'activité chlorophyllienne, mais encore pour tous les termes de la série hydrocarbonée de condensation égale ou inférieure à l'amidon. Ce dernier sucre disparaît donc des tiges à ce moment pour deux raisons : la plus grande quantité de ce polysaccharide passerait dans les fruits soit sous la forme soluble, ou bien après avoir été digéré au préalable par une amylase, comme paraît l'indiquer la forte proportion de dextrines dans les tiges sur la fin de la végétation, le reste subirait une condensation plus avancée en amyloïdes et celluloses à structure moléculaire relativement simple. Mais les tiges des plantes considérées ne se vident jamais complètement au profit de la graine et le courant migrateur cesse alors que l'appareil de soutien contient encore des quantités importantes de chacun des principes de la série hydrocarbonée.

En somme, chez le *Haricot* :

1° Jusqu'au moment de la floraison, les hydrates de carbone résultant de l'activité chlorophyllienne paraissent être utilisés surtout pour le développement de l'appareil végétatif et l'entretien

de la vie de la plante ; il n'y a pas de mise en réserve proprement dite pendant cette première phase.

2° Pendant toute la période de développement des gousses jusqu'au moment où les fruits ont atteint leurs dimensions définitives, les graines étant encore à peine indiquées, les sucres viennent s'emmagasiner dans la tige et le développement des fruits ne paraît nullement entraver cette mise en réserve.

3° Celle-ci s'arrête bientôt et le développement des graines entraîne un appauvrissement continu de la tige en principes hydrocarbonés, jusqu'à la fin de la végétation.

3. Feuilles.

L'examen du tableau XIII montre que les considérations émises à propos de la tige et du pétiole des feuilles s'appliquent aussi dans leurs grandes lignes aux limbes de ces dernières. Cependant ceux-ci présentent quelques caractéristiques que j'ai cru bon de signaler.

Tout d'abord la présence d'un sucre (1) soluble dans l'alcool, non dédoublé par l'invertine dans les conditions de l'expérience et qui paraît être surtout abondant sur la fin de la végétation, à l'époque qui précède immédiatement la maturité des graines. Ce fait coïncidant avec l'absence d'amidon, permet de supposer qu'on se trouve en présence d'une forme de réserve. On sait en effet que la présence d'amidon dans les feuilles vertes n'est pas un phénomène général, de nombreuses espèces végétales pouvant édifier leurs réserves hydrocarbonées sous une autre forme. Cependant l'absence de substance amylacée pourrait encore trouver son explication dans ce fait que le traitement des organes végétaux n'a été effectué que 24 h. après la récolte et que, dans ces conditions, les phénomènes de migration se continuant, la totalité de l'amidon des feuilles aurait passé dans la tige ou la racine. L'examen microscopique, et l'analyse chimique effectués immédiatement après la récolte de feuilles de la même espèce, permettraient de résoudre la question.

Les réserves hydrocarbonées des feuilles se trouvant sous une forme soluble et à poids moléculaire peu élevé, il semblerait en

(1) Les solutions, débarrassées des composés tanniques par l'acétate de plomb et l'acide sulfhydrique ne sont pas dédoublées par l'invertine. Ce sucre ne provient donc pas d'un résidu d'inversion.

résulter que le pouvoir de condensation des parenchymes foliaires, pour les hydrates de carbone, est d'une intensité plus faible que celui des tiges. D'autre part le maximum des sucres étant atteint fin Septembre à l'époque qui précède immédiatement la maturation des graines, il s'ensuivrait que les réserves des tiges passeraient dans les graines avant celles des feuilles. Si l'on remarque que, d'une façon générale, dans tous les organes des plantes annuelles, le taux maximum des sucres réducteurs coïncide avec la proportion maxima d'amidon dans l'organe considéré et que ces deux sortes de sucres subissent la même loi de variation, on peut conclure que le taux maximum des réserves serait atteint :

1° au moment de la floraison pour la racine;

2° à l'époque qui précède immédiatement la formation des graines pour la tige;

3° au moment qui précède immédiatement la maturité des graines pour les feuilles.

Les proportions des différentes catégories de sucres sont beaucoup plus faibles pour la feuille que pour la tige, dans le rapport de 1 à 3, ce qui accentue le rôle d'organe de réserve de cette dernière.

Il résulte des considérations précédentes que la totalité de l'appareil végétatif de la plante annuelle, racine (tout au moins quant aux sucres réducteurs) tige, feuilles, subissent, au cours de leur évolution, des variations en principes hydrocarbonés, de même intensité et de même sens. Si l'on considère que ces organes ont une même durée de vie, renferment tous de la chlorophylle (à l'exception des racines), il y a là une concordance de fonction et de composition intéressante à retenir. Cependant si à un moment donné, les différentes parties du végétal fonctionnent comme organes de réserve, ce caractère est beaucoup plus accentué chez la tige que chez la feuille. Ces dernières, à l'inverse des tiges, sont surtout des laboratoires, exceptionnellement des entrepôts, de principes nutritifs.

En résumé, l'évolution des principes hydrocarbonés des plantes annuelles serait le suivant : Pendant les premières phases du développement jusqu'au moment de l'apparition des graines, les sucres provenant de la synthèse chlorophyllienne s'accumulent dans l'appareil végétatif. Ce dernier se gorge de sucres complexes et se sature de sucres simples et cela dans l'ordre suivant :

racine, tige, feuilles, la saturation gagnant de proche en proche jusqu'aux organes qui sont par excellence les générateurs des principes sucrés ; au moment du développement des graines, les hydrates de carbone quittent peu à peu l'appareil végétatif. Les racines se vident les premières, puis la tige et enfin les feuilles et les substances ternaires émigrent vraisemblablement vers la graine où elles vont se condenser. Mais l'épuisement en principes hydrocarbonés n'est jamais complet et la mort surprend la plante alors qu'elle contient encore des quantités notables de ces substances ternaires dans la racine, les tiges et les feuilles.

QUATRIÈME PARTIE

FEUILLES CARPELLAIRES

Haricot nain

TABEAU XIV
HARICOT NAIN "Variété Soissons" Fruits.

RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, RAPPORTÉS A 100 GR. DE SUBSTANCE SÈCHE

1°. GOUSSSES ET GRAINES														
DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL				SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU DEXTRINES	TOTAL	GLUCOSIDES	SUCRES INSOLUBLES				TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.	RAPPORT DU POIDS SEC AU POIDS, FRAIS	
	Réducteurs	Non Réduct.	NON DÉDOUBLÉS PAR l'invertine					AMIDON	AMYLOIDES	HEMICEL- LULOSES	Celluloses facilement hydrolysables			
2 Sept ^{bre}	6, 452	3, 630	0		0, 870	10, 652	6, 522	18, 452	1, 600	1, 630	1, 326	23, 008	40, 482	0, 117
23 Sept ^{bre}	3, 500	4, 462	0		0, 686	8, 648	9, 686	22, 888	2, 626	3, 739	2, 283	31, 653	49, 870	0, 233
13 Oct ^{bre}	6, 644	7, 242	0		0, 731	14, 617	18, 618	16, 975	4, 347	5, 045	3, 490	29, 857	63, 092	0, 265
2°. GOUSSSES SEULES														
2 Sept ^{bre}	6, 452	3, 630	0		0, 870	10, 652	6, 522	18, 452	1, 600	1, 630	1, 326	23, 008	40, 482	0, 117
23 Sept ^{bre}	7, 000	5, 824	0		1, 243	14, 067	7, 853	9, 476	3, 102	3, 608	2, 726	18, 912	40, 832	0, 134
13 Oct ^{bre}	13, 287	11, 454	0		1, 154	25, 595	21, 000	3, 415	6, 615	6, 538	5, 461	22, 029	68, 624	0, 136
3°. GRAINES SEULES														
23 Sept ^{bre}	0	3, 400	0		0, 430	3, 430	14, 519	36, 300	2, 451	3, 871	1, 840	44, 462	59, 411	0, 332
13 Oct ^{bre}	0	3, 330	0		0, 208	3, 638	16, 237	30, 530	2, 080	3, 452	1, 520	37, 582	57, 457	0, 395

TABLEAU XIV bis
HARICOT NAIN, Variété " Soissons " Fruits.
RÉSULTATS DES ANALYSES, EN GRAMMES, DES GOUSSES ET DES GRAINES RAPPORTÉS A 100 DE SUBSTANCE FRAICHE

DATES DES RÉCOLTES	SUCRES SOLUBLES DANS L'ALCOOL		SUCRES SOLUBLES DANS L'EAU	TOTAL DES SUCRES SOLUBLES	GLUCOSIDES	SUCRES INSOLUBLES				TOTAL DES SUCRES SOLUBLES et INSOLUB.	TOTAL RAPPORT DU POIDS SEC AU POIDS FRAIS
	Réducteurs	Non Réduct.				AMIDON	AMYLOIDES	HÉMICEL- LULOSES	Celluloses facilement hydrolysables		
2 Sep ^{bre} } gousses } grains	4, 137	0, 671	0, 160	4, 968	4, 206	3, 411	0, 296	0, 300	0, 215	7, 426	0, 185
23 Sep ^{bre} } gousses } grains	0, 935 0	0, 780 1, 020	0, 166 0, 042	4, 884 1, 062	4, 052 3, 820	4, 270 11, 968	0, 415 0, 740	0, 483 1, 276	0, 400 0, 606	5, 501 19, 442	0, 134 0, 330
13 Oct ^{bre} } gousses } grains	1, 813 0	1, 520 1, 314	0, 157 0, 121	3, 490 1, 435	2, 850 6, 440	0, 465 12, 050	0, 900 0, 821	0, 890 1, 363	0, 744 0, 600	9, 339 22, 679	0, 136 0, 400
GOUSSES SEULES											
23 Septembre	0, 935	0, 780	0, 166	1, 884	1, 052	1, 270	0, 415	0, 483	0, 400	5, 501	0, 134
10 Octobre	1, 813	1, 520	0, 157	3, 490	2, 850	0, 465	0, 900	0, 890	0, 744	9, 339	0, 136
GRAINES SEULES											
23 Septembre	0	1, 020	0, 042	1, 062	3, 820	11, 968	0, 710	1, 276	0, 606	19, 442	0, 330
10 Octobre	0	1, 314	0, 121	1, 435	6, 440	12, 050	0, 821	1, 263	0, 600	22, 679	0, 400

HARICOT NAIN

On peut conclure des résultats réunis dans les tableaux XIV et XIV *bis* :

1° Pour le fruit considéré dans son ensemble, les sucres réducteurs et la totalité des sucres solubles diminuent de moitié environ pendant les premières phases du développement de la graine, puis dépassent sensiblement le taux primitif, à la maturité.

2° Les sucres non réducteurs à base de lévulose, les glucosides, s'accumulent dans l'appareil reproducteur.

3° Les fruits sont caractérisés par un taux relativement élevé en dextrines qui dépasse de beaucoup celui des organes végétaux étudiés jusqu'ici.

4° L'amidon présente un maximum très net à l'époque qui précède immédiatement la maturité ; lorsque cette dernière est atteinte, la proportion de ce polysaccharide a légèrement diminué.

5° Les polysaccharides supérieurs croissent régulièrement avec la maturation de la graine.

6° Etant donné la masse considérable des substances amylacées par rapport aux sucres de condensation supérieure, les variations de la totalité des sucres insolubles sont de même sens que celles de l'amidon. On remarquera enfin que l'appareil reproducteur s'enrichit rapidement en sucres depuis le moment où les graines apparaissent jusqu'à la maturité complète de ces dernières ; par suite le rapport poids sec/poids frais va croissant ; le fruit se déshydrate progressivement.

La considération globale de l'ensemble du fruit montre donc que cet organe s'enrichit en sucres jusqu'à sa maturité complète. Cet enrichissement est très rapide puisqu'il s'effectue ici dans l'espace de 40 jours : il se produit pendant le mois de Septembre et les

premiers jours d'Octobre, moins favorables à la végétation que le mois d'Août par exemple ; il est donc le résultat de la migration des réserves ternaies accumulées au préalable dans l'appareil végétatif. Il n'est nullement influencé par la diminution de la synthèse chlorophyllienne, à la suite de l'apparition et de l'aggravation constante des mauvaises conditions externes de végétation.

Cependant, il importait de savoir si les lois de variation des hydrates de carbone données plus haut s'appliquaient indistinctement à toutes les parties du fruit, ou bien si la graine et le péricarpe se comportaient différemment. Certaines anomalies constatées à propos des sucres réducteurs et de l'amidon, trouveraient probablement leur explication dans une divergence accusée dans la variation des matières ternaies de ces deux sortes d'organes.

Le tableau XIV *bis* montre :

1° que le taux des sucres réducteurs, non réducteurs, et de la totalité des sucres solubles, s'élève progressivement dans les feuilles carpellaires depuis l'apparition des graines, jusqu'au développement complet de ces dernières. Les gousses jaunes sont de beaucoup les plus riches en toutes les catégories de sucres solubles.

2° Les gousses présentent une proportion relativement élevée de dextrines, de beaucoup supérieure au taux ordinairement rencontré dans le cours de ces recherches. Ces polysaccharides solubles étant considérés comme des résidus d'hydrolyse, leur abondance dans ces organes laisse supposer une activité considérable des diastases amylolytiques dans les feuilles carpellaires.

3° Les glucosides s'accumulent rapidement dans le péricarpe des fruits, surtout pendant la période qui précède immédiatement la disparition de la chlorophylle ; les gousses jaunes en contiennent trois fois plus environ que les gousses vertes.

4° Les réserves amylacées, accumulées dans les feuilles carpellaires jusqu'au moment de l'apparition des graines, s'épuisent rapidement pendant le développement de ces dernières. En 20 jours, l'amidon diminue de moitié ; les gousses encore riches en chlorophylle sont à ce moment le siège d'une assimilation intense ; mais la migration des principes hydrocarbonés l'emporte sur leur production et le résultat se traduit par une déperdition graduelle des réserves

amylacées. La synthèse chlorophyllienne s'affaiblit de plus en plus, les conditions extérieures deviennent plus mauvaises (abaissement de la température et de la luminosité, le pigment vert disparaît graduellement) et à l'assimilation normale se substitue peu à peu un régime de synthèse faible; en conséquence, les diastases hydrolysantes l'emportent sur les diastases de synthèse et les gousses jaunes se comportent à ce moment comme les feuilles jaunes caduques des arbres.

5° Les polysaccharides à condensation élevée, amyloïdes, hémicelluloses, celluloses de réserve, varient en sens inverse de l'amidon; le taux de ces sucres s'élève rapidement et suivant la progression 1, 2, 4 par rapport à la première récolte, ce qui explique l'augmentation de poids sec indiqué par l'accroissement continu des rapports poids sec/poids frais.

En somme, les feuilles carpellaires de haricot présentent, au moment où elles ont atteint leur taille définitive, mais où les graines sont à peine indiquées, une forte proportion de réserves amylacées. Ces organes, riches en chlorophylle, se sont donc comportés jusqu'ici au point de vue de l'édification des réserves, comme des feuilles ordinaires; cependant il se pourrait que ces réserves hydrocarbonées ne soient pas entièrement autochtones et proviennent au moins en partie de la migration des principes élaborés par les feuilles ordinaires. Quoi qu'il en soit, les diastases de synthèse ont à ce moment une action prédominante nettement accusée, mais avec l'évolution des graines le phénomène inverse se produit. La simplification moléculaire des principes hydrocarbonés d'abord faible tant que la gousse reste verte, s'accentue avec la disparition de la chlorophylle et il en résulte une accumulation considérable de sucres solubles dans les gousses jaunes. L'assimilation chlorophyllienne ayant cessé à ce moment dans les feuilles carpellaires, la respiration des organes reproducteurs se continuant, il est logique d'attribuer la richesse en sucre des enveloppes jaunes du fruit à la prédominance des diastases hydrolysantes sur les diastases de synthèse ou, ce qui revient au même, au déplacement des équilibres fermentaires, dont la réversibilité paraît être établie par plusieurs auteurs et

notamment par Bourquelot et Bridel (1). Le taux élevé des dextrines signalé dans ces organes paraît confirmer cette opinion.

L'accumulation de sucres à petite molécule dans les feuilles carpellaires suppose un ralentissement des échanges osmotiques tel, que l'émigration des hydrates de carbone vers les graines se trouve fort réduite. Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que, sur la fin de la végétation, les placentas, de même que tous les organes de la plante, subissent une déshydratation progressive, qui doit entraver sérieusement l'activité des phénomènes osmotiques.

Il serait intéressant de suivre l'évolution de ces principes hydrocarbonés solubles accumulés dans les feuilles carpellaires et de voir s'ils s'écoulent à la longue dans les graines ou bien s'ils persistent dans les gousses jusqu'à la fin.

Les analyses comparées des graines et des gousses au moment de la dessiccation complète de ces dernières permettraient seules de conclure.

Simultanément à la simplification moléculaire, il se produirait une condensation partielle des réserves amylacées, en celluloses facilement hydrolysables.

Cependant l'augmentation des amyloïdes, hémicelluloses et celluloses simples à la fin de la végétation peut s'interpréter encore autrement. D'après la technique suivie dans ces recherches, les chiffres donnés ne se rapportent pas à la masse absolue des polysaccharides énumérés, mais au résultat de leur hydrolyse. Or, l'attaque par les acides est d'autant plus difficile que ces substances correspondent à un degré de condensation plus élevé des sucres simples par suite, la faible quantité de monosaccharides provenant de l'hydrolyse des celluloses au moment du maximum d'amidon, tiendrait à ce fait, qu'à l'époque de ce maximum il y a prédominance des celluloses fortement condensées. Dans la suite et surtout sur la fin de l'évolution de la plante, ces sucres complexes de haute condensation subiraient un commencement de désagrégation qui les amènerait à l'état de celluloses facilement hydrolysables, hémicelluloses et amyloïdes dont la simplification moléculaire par les acides est facile à réaliser. Les faits suivants viennent à l'appui de cette hypothèse.

(1) BOURQUELOT et BRIDEL. *Les équilibres fermentaires*. Journ. de Pharm. et de Chim., T. IX, pp. 104-155-230, 1914.

La disparition graduelle de l'amidon indiquant l'influence dominante des diastases d'hydrolyse sur les diastases de synthèse, on conçoit difficilement la prépondérance des ferments hydrolytiques sur une moitié de la série hydrocarbonée et, au contraire, la prédominance des diastases de polymérisation sur l'autre moitié de la série et cela dans les mêmes cellules ; la même loi doit s'appliquer à toute la série des sucres, quel que soit leur degré de condensation.

Les poids secs des résidus d'hydrolyse pourraient donner quelques renseignements à ce sujet, mais leur précision serait toute relative ; le magma ayant résisté aux acides renferme en effet non seulement de la cellulose et des substances d'incrustation des parois cellulaires, mais encore des principes protéiques et minéraux, le tout constituant un mélange complexe, d'où l'extraction de la totalité de la cellulose pure ne me paraît guère possible dans l'état actuel de nos connaissances.

L'augmentation considérable en hydrates de carbone au total dans les gousses, à l'époque qui précède immédiatement le jaunissement, ne peut s'expliquer que par l'afflux des réserves hydrocarbonées de l'appareil végétatif vers le fruit sur la fin de la végétation.

Comparaison des feuilles et des fruits.

On sait que les fruits ne sont autre chose que des feuilles modifiées. Les caractères morphologiques devant être considérés comme étant sous la dépendance étroite et immédiate des conditions physiologiques, il doit en résulter nécessairement une divergence des caractères de nutrition que l'analyse comparative de ces deux sortes d'organe doit mettre en évidence.

Il résulte en effet de la comparaison des analyses ayant porté et sur les feuilles normales et sur les feuilles carpellaires que :

1° Le rapport du poids sec au poids frais est plus élevé pour les feuilles normales que pour les feuilles carpellaires et pour certaines récoltes dans la proportion de 1 à 2 ; il en résulte que les fruits secs (par opposition à fruits charnus) sont plus riches en eau que les organes foliaires de la même plante.

2° La proportion des sucres solubles et en particulier des dextrines, est beaucoup plus élevée dans le péricarpe des fruits que

dans le parenchyme foliaire ; par suite, tandis que dans les feuilles normales, la simplification moléculaire des réserves hydrocarbonées est plutôt faible, elle est au contraire très accentuée dans les feuilles carpellaires. Le taux plus élevé des glucosides dans ces dernières laisse supposer que les tannins sont aussi plus abondants dans les fruits.

On n'insistera pas davantage sur ces caractères de divergence, dont l'étude complète et approfondie a été donnée tout récemment (1). Je me contenterai de faire remarquer que les résultats relatifs aux principes hydrocarbonés sont en parfait accord avec ceux de Molliard (2) et adoptant les conclusions de ce physiologiste, on considérera les ovules comme de véritables parasites ; à l'appui de cette hypothèse on peut invoquer :

1° L'aspect extérieur d'une gousse de Haricot entr'ouverte montrant les graines accrochées au placenta ; le développement rapide de celles-ci en l'absence de lumière et de chlorophylle.

2° La transformation des folioles de plusieurs espèces de Légumineuses en gousses par différents insectes.

3° La substitution d'un insecte à un ovule dans l'intérieur du carpelle qui provoque le développement normal du fruit.

4° La convergence des caractères de nutrition, mis en évidence par Molliard, entre les galles et les fruits.

En résumé, les graines vivraient donc en parasites sur les gousses et se développeraient à leurs dépens.

Graines.

1° Ce qui frappe tout d'abord dans le résultat des analyses relatives aux graines de la plante considérée, c'est l'absence totale de sucres réducteurs et le taux relativement faible des sucres simples en particulier du saccharose. Cependant la proportion des composés

(1) MOLLIARD. *Comparaison des galles et des fruits au point de vue physiologique*. Bull. Soc. bot. de France, Février-Mars 1912, p. 202.

(2) M. MOLLIARD, *loc. cit.*

hydrocarbonés à petite molécule paraît augmenter légèrement au fur et à mesure que la graine approche de la maturité (1).

2° Les glucosides paraissent suivre la même loi de variation ; mais leur proportion est sensiblement plus élevée.

3° L'amidon constitue à lui seul environ le $\frac{1}{3}$ du poids sec de la graine. Celle-ci est donc le siège d'une condensation intense des sucres, comme le laissait prévoir l'absence de monosaccharides dans ces mêmes organes. Contrairement à toute attente, le taux d'amidon paraît être au maximum quelques jours avant la maturité complète de la graine. Cette anomalie peut s'expliquer :

a) par le développement de l'embryon à cette époque qui consommerait pour son évolution une quantité appréciable des réserves de la graine. Cette dernière, physiologiquement séparée de la gousse par dessiccation du placenta, développe son embryon aux dépens des réserves accumulées dans l'organe ; une faible proportion d'amidon servirait par suite à l'édification du protoplasme de la plantule.

b) par une transformation partielle de la substance amylacée en albuminoïdes, en particulier en grains d'aleurone ; l'étude de l'évolution simultanée du Carbone et de l'Azote permettrait de vérifier cette hypothèse.

c) Une partie de l'amidon passerait à l'état de gommages ou de mucilages, et ainsi s'expliquerait la forte proportion de ces substances dans les grains arrivés à leur maturité.

4° Les polysaccharides à poids moléculaire plus élevé que l'amidon se rencontrent en proportion beaucoup plus faible, ce qui montre bien que ces substances représentent des réserves hydrocarbonées d'ordre secondaire pour les graines considérées, les réserves sucrées par excellence étant représentées ici par l'amidon. Les celluloses de réserve paraissent diminuer à l'approche de la maturité

(1) Il semblerait, d'après ces résultats, que le saccharose, ou tout au moins les sucres solubles à base de lévulose, seraient seuls admis dans la graine ; on sait en effet que la polymérisation des hydrocarbonés solubles par les cellules vivantes aboutit à un équilibre chimique, dont le déplacement dans le sens de complication moléculaire, laisse généralement persister des traces des produits polymérisés. Les disaccharides représenteraient donc ici ce résidu de condensation et seraient la base de la synthèse amylacée dans la graine.

de la graine. La remarque, exposée précédemment, sur l'interprétation des variations de ces substances, s'appliquerait ici et il est plus vraisemblable d'admettre, étant donné l'accroissement constant du rapport poids sec/poids frais, que la condensation des celluloses est plus avancée, si bien que l'action des acides est moins efficace qu'au stade qui précède la maturation des graines.

En résumé, les graines possèdent au plus haut degré, chez les plantes annuelles, la fonction de réserve comme en témoignent d'une part, la condensation hydrocarbonée particulièrement intense qui s'exerce dans ces organes et la proportion extrêmement forte d'amidon et en général de polysaccharides de réserve. Or on sait d'autre part que les graines de Légumineuses sont très riches en albuminoïdes; le même phénomène doit avoir lieu pour les substances protéiques et devient ainsi un phénomène général pour les matières organiques de réserve. Cette fonction est nettement en rapport avec le rôle physiologique de l'organe considéré, dont l'énergie chimique potentielle ainsi accumulée dans les derniers jours de la végétation sous la forme de principes albuminoïdes et sucrés fortement condensés, se manifestera au moment de la germination de la graine.

Conclusions.

Une plante annuelle à végétation rapide telle que *le Haricot nain*, est caractérisée, au point de vue de sa nutrition générale, par la série des phases suivantes :

1^{re} phase. Pendant la période qui s'écoule depuis les premières feuilles jusqu'à la floraison, les sucres développés par photosynthèse sont utilisés pour le développement de la plante; cependant, au moment de l'apparition des fleurs, les réserves hydrocarbonées sont en voie de formation.

2^{me} phase. La mise en réserve s'accroît dans la phase suivante qui s'étend de la floraison à l'apparition des graines. La formation des réserves est activée et se poursuit même pendant le développement des fruits si bien qu'au moment où la graine est à peine indiquée, tout l'appareil végétatif, y compris les gousses, se trouve gorgé de sucres simples et complexes.

3^{me} phase. Le développement de la graine transforme celle-ci en un puissant centre d'attraction pour les principes nutritifs; il en résulte une migration intense des réserves hydrocarbonées de l'appareil végétatif qui s'épuise peu à peu en ces substances, en commençant par les organes les plus éloignés de la graine. La migration, très active pendant toute la durée du fonctionnement des parenchymes chlorophylliens, se continue pendant le jaunissement des organes verts; mais, à l'approche de la maturité, ce courant est ralenti par suite de la dessiccation progressive que subissent les différents organes végétaux et en particulier les placentas. Cette dessiccation atteint un degré tel que l'activité des phénomènes osmotiques ne peut plus se manifester (1) et l'émigration s'arrête avant que l'appareil végétatif ait cédé la totalité de ses réserves. Les gousses en particulier restent encore gorgées de sucres solubles et l'analogie est frappante à ce moment, au point de vue purement physiologique, entre les feuilles carpellaires jaunes de Haricot et les feuilles jaunes caduques des arbres.

Les conclusions formulées par Molliard, à propos de la physiologie des galles, trouvent leur application ici, et, quant aux conséquences physiologiques, la graine des plantes annuelles peut jusqu'à un certain point être considérée comme un parasite dont le développement est rendu possible par la présence chez l'hôte d'abondantes réserves développées antérieurement.

(1) RYWOSCH, *Zur Stoffcänderung in Chlorophylgewebe*, Bot. Ztg., LVI, pp. 121-129, 1908.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

J'ai été amené à la suite de ce travail à mettre en évidence un certain nombre de faits nouveaux relatifs à l'évolution des principes hydrocarbonés dans les feuilles des végétaux.

A. Feuilles caduques.

1° Elles présentent au point de vue de l'évolution des substances sucrées deux phases bien distinctes :

1^{re} phase : phase de synthèse et de polymérisation. Elle s'étend du printemps à la fin de l'été. Pendant toute cette période, les parenchymes assimilateurs présentent un enrichissement constant des tissus en principes hydrocarbonés solubles et insolubles. Les feuilles vertes, à la fin de la belle saison, sont riches en toutes les catégories de sucres, mais surtout en formes de réserves, amidon ou amyloïdes suivant les espèces. Mes analyses ont mis en évidence l'importance de chacun des termes de la série hydrocarbonée au cours de cette première phase.

2^{me} phase : phase d'hydrolyse et de simplification moléculaire. Elle comprend la période de jaunissement jusqu'à la mort de la feuille. J'ai montré que lorsque l'organe foliaire entre en sénescence, les tissus du limbe sont le siège d'une simplification moléculaire intense, d'une véritable débâcle chimique qui n'intéresse pas seulement la chlorophylle, mais encore toutes les réserves nutritives emmagasinées dans les tissus et en particulier les polysaccharides. Il en résulte une réduction considérable sinon totale des colloïdes hydrocarbonés et une formation corrélatrice et abondante d'hydrates de carbone à petite molécule.

2° Une partie des sucres simples est entraînée par le courant de sève élaborée et passe dans les parties vivaces du végétal. Ce sont les dernières manifestations de la circulation centripète ; la subérification de la base du pétiole, la réduction de l'activité des échanges

osmotiques par abaissement de température et dessiccation progressive des organes végétaux, entraînent l'arrêt de la migration. Il en résulte une accumulation de sucres solubles dans les feuilles jaunes plus riches en hydrates de carbone simples que les feuilles vertes correspondantes.

3° Dans les feuilles tombées, toute la série des composés hydrocarbonés est représentée sauf cependant l'amidon qui peut faire totalement défaut. La prédominance des sucres réducteurs, très accusée au début, s'atténue peu à peu et ainsi se trouve préparée l'action des précipitations atmosphériques, des combustions respiratoires et des bactéries pullulant sur le sol, toutes causes d'épuisement rapide des réserves du parenchyme foliaire.

4° Le développement progressif du système séparateur à la base du pétiole de la feuille étant corrélatif d'une accumulation de sucres solubles dans le limbe, doit être considéré comme une décortication annulaire naturelle de la base de la feuille.

B. Feuilles persistantes.

J'ai été amené à distinguer dans l'évolution des principes hydrocarbonés de ces feuilles 3 phases successives.

1^{re} phase. Du printemps au début de l'été, les sucres solubles sont en décroissance marquée ; c'est l'inverse pour la proportion d'amidon qui va en augmentant rapidement.

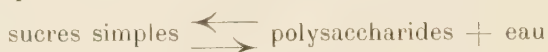
2^{me} phase. En Juin, j'ai montré que la courbe représentative des réserves ternaires subit une chute brusque suivie d'un palier qui persiste jusqu'à la fin de l'automne.

3^{me} phase. A l'arrière saison le même phénomène de digestion des polysaccharides signalé à propos des feuilles caduques, se produit dans les feuilles hivernales. Les sucres simples s'accumulent dans le parenchyme chlorophyllien comme dans les feuilles jaunes qui vont tomber et cette concentration du suc cellulaire favorisée par l'action des basses températures hivernales, est encore augmentée par l'activité affaiblie, mais persistante, de la synthèse chlorophyllienne.

Cette concentration élevée du suc cellulaire en hydrates de

carbone solubles tient moins, comme l'indiquent mes analyses, à la proportion des sucres réducteurs, qu'au taux relativement élevé de di- ou trisaccharides à base de lévulose.

D'une façon générale, le maximum en polysaccharides correspond au minimum en sucres simples et réciproquement. Tout se passe comme si les hydrates de carbone en présence étaient en équilibre chimique :



déplacé dans un sens ou dans l'autre suivant les variations des facteurs de l'équilibre, c'est-à-dire, des conditions dans lesquelles la feuille se trouve placée.

Pendant toute la durée de la mauvaise saison, la feuille se déshydrate progressivement.

Les feuilles coriaces sont plus riches en principes hydrocarbonés solubles et insolubles que les jeunes feuilles ; à mesure que ces organes vieillissent, ces différences s'atténuent et finissent par disparaître.

C. Feuilles des plantes annuelles.

Comme pour les feuilles caduques des arbres, j'ai été amené à distinguer deux phases :

1^{re} phase ou phase de synthèse active. Depuis la germination jusqu'à l'apparition des graines, la feuille emmagasine des sucres simples et complexes dont les taux s'élèvent parallèlement. Ces réserves sont purement transitoires.

2^{me} phase ou phase de simplification moléculaire. Le développement des graines entraîne la migration des réserves accumulées dans les feuilles vertes ; ces dernières présentent le phénomène de sénescence avec simplification moléculaire du contenu cellulaire, chlorophylle et réserves ; les produits de cette digestion, et en particulier les sucres simples, émigrent vers les fruits, si bien qu'à la fin de la végétation, les feuilles jaunes ne contiennent plus qu'une fraction toujours assez élevée des composés hydrocarbonés solubles et des traces seulement de polysaccharides de réserve. *A aucun moment je n'ai constaté dans les feuilles jaunes des plantes annuelles l'afflux de sucres à petite molécule, caractéristique des feuilles des arbres.*

3° Les feuilles tombées ou desséchées renferment toujours une fraction importante de principes hydrocarbonés pouvant s'élever jusqu'au $\frac{1}{5}$ du poids sec.

D. Feuilles carpellaires.

Elles se comportent absolument comme les feuilles caduques des arbres.

1^{re} phase ou phase de synthèse active. Depuis leur formation jusqu'au moment où la graine est à peine indiquée, les feuilles carpellaires sont le siège de synthèse et de condensation intense des hydrates de carbone ; il en résulte un important dépôt de réserves sucrées dans ces organes avec prédominance de l'amidon.

2^{me} phase ou phase de simplification moléculaire. Dès que la graine commence à évoluer, j'ai montré que l'équilibre établi pendant la phase précédente est rompu en faveur de l'hydrolyse ; les réserves ternaires du péricarpe subissent une digestion rapide et cette simplification moléculaire aboutit à une abondante production de sucres solubles réducteurs et non réducteurs.

1° Les hydrates de carbone à petite molécule passent dans la graine pour son développement qui est ainsi assuré non seulement par les réserves accumulées dans le péricarpe du fruit, mais encore par l'afflux des principes nutritifs venant de l'appareil végétatif.

2° A la maturité des graines une fraction importante des composés amylacés persiste dans les fruits ; et les feuilles carpellaires jaunes, tout comme les feuilles caduques de même coloration des arbres, restent gorgées de sucres solubles ; de plus elles offrent une teneur beaucoup plus élevée en hydrates de carbone à petite molécule, en amyloïdes, hémicelluloses et celluloses de réserve, que les fruits verts correspondants.

E. Evolution hydrocarbonée d'une plante annuelle.

L'ensemble de l'appareil végétatif des plantes dont le cycle d'évolution n'intéresse qu'une fraction de l'année, présente dans sa composition ternaire des variations de même sens dans le taux des hydrates de carbone, que les feuilles considérées à part.

Jusqu'au moment de l'apparition de la graine, synthèse et

condensation chimiques prédominant. Racine, tige et feuilles se saturent de sucres simples, se gorgent de complexes hydrocarbonés. C'est la phase de synthèse active et de polymérisation.

Avec le développement des graines, apparaît dans l'appareil végétatif le régime de simplification moléculaire ; les complexes hydrocarbonés se désagrègent, émigrent sous des formes solubles vers les organes conservateurs de l'espèce où ils se condensent ; mais cette migration est limitée et, à la fin de la végétation, racines, tiges et feuilles renferment dans leurs tissus des quantités de principes hydrocarbonés qui sont loin d'être négligeables.

•

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION ET HISTORIQUE	
I. Plantes vivaces	13
II. Plantes annuelles	31
TECHNIQUE.	35.

EXPOSÉ DES RÉSULTATS

PREMIÈRE PARTIE

Plantes vivaces : FEUILLES CADUQUES

CHAPITRE	I. — <i>Fagus silvatica</i>	63.
—	II. — <i>Ampelopsis hederacea</i>	68
—	III. — <i>Betula alba</i>	73
—	IV. — Comparaison des résultats obtenus. . .	75
—	V. — Influence des précipitations atmosphé- riques	77
—	VI. — Résumé des résultats, discussion et conclusion	82
—	VII. — Modifications anatomiques, qui se pro- duisent dans le pétiole des feuilles sur la fin de la végétation.	90

DEUXIÈME PARTIE

Plantes vivaces : FEUILLES PERSISTANTES

CHAPITRE	I. — Laurier-cerise	109
—	II. — Lierre	119
—	III. — Essais de régénération de l'amidon. .	132
—	IV. — Conclusions	140

TROISIÈME PARTIE

FEUILLES DES PLANTES ANNUELLES

CHAPITRE I. — <i>Phaseolus vulgaris</i>	145
— II. — <i>Pisum sativum</i>	150
— III. — Comparaisons	154
— IV. — Migration des hydrates de carbone chez les plantes annuelles	157

QUATRIÈME PARTIE

FEUILLES CARPELLAIRES

Haricot nain	171
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	180

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Géologie : La formation de la houille.

Physiologie : Digestion des hydrates de carbone
chez les Mammifères.

Vu et approuvé :

Paris, le 10 Mars 1917.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

P. APPELL

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 10 Mars 1917.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

NEMOURS. — IMPRIMERIE NEMOURIENNE, HENRI BOULOUY.

